



**ANÁLISIS DE LAS RUTAS BIOSINTÉTICAS Y METABÓLICAS ACTIVADAS  
MEDIANTE EL USO DE RADIACIÓN ULTRAVIOLETA B EN PLANTAS**

**NICOLE BONILLA**

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA  
CEAD JOSÉ ACEVEDO Y GÓMEZ  
QUÍMICA  
BOGOTÁ, COLOMBIA  
2019**

**ANÁLISIS DE LAS RUTAS BIOSINTÉTICAS Y METABÓLICAS ACTIVADAS  
MEDIANTE EL USO DE RADIACIÓN ULTRAVIOLETA B EN PLANTAS**

**NICOLE BONILLA**

**Monografía presentada como requisito parcial para obtener el título de  
Químico**

**ASESOR:**

**Rafael Andrés Ramírez Alvarado MsC.**

**Línea de investigación:**

**Química de productos naturales**

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA  
CEAD JOSÉ ACEVEDO Y GÓMEZ  
QUÍMICA  
BOGOTÁ, COLOMBIA  
2019**

## Resumen

Este documento presenta los resultados de la investigación para la actualización del estado del arte relacionado con la identificación de rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por radiación ultra violeta B (RUV-B) en plantas. La investigación presentada, permitió consolidar conceptos e identificar posibles aplicaciones de la RUV B (280-320nm), durante la cosecha y poscosecha de plantas. La investigación tuvo un enfoque exploratorio de carácter descriptivo.

La revisión abarcó el período de tiempo desde el año 2010 hasta el año 2018, con lo cual se buscó complementar los estudios teóricos realizados por autores como Pérez (2009), Rodríguez (2014) y Ramírez (2016).

**Palabras claves:** Rutas metabólicas, radiación, ultravioleta, plantas.

## Abstract

This document presents the results of the research to update the state of the art related to the identification of biosynthetic and metabolic pathways involved in the elicitation response by ultraviolet B radiation UV-B (280-320) in plants. The research showed allowed to consolidate concepts and identify possible applications of RUV B, during the harvest and post-harvest of plants. The research had an exploratory approach of a descriptive nature.

The review covered the period of time from 2010 to 2018, which sought to complement the theoretical studies carried out by authors such as Pérez (2009), Rodríguez (2014) and Ramirez (2016).

**Keywords:** Metabolic routes, radiation, ultraviolet, plants.

# Contenido

	<b>Pág.</b>
Resumen .....	III
Lista de tablas .....	VII
Lista de figuras .....	VIII
Introducción.....	9
Objetivo general .....	10
Objetivos específicos .....	10
Planteamiento del problema .....	11
1. Marco conceptual.....	16
1.1. Efectos de la RUV en las plantas aromáticas .....	18
1.2. Efectos de la RUV en otras plantas .....	19
2. Metodología .....	33
3. Resultados .....	38
3.1. Efectos al ADN generado por la RUV-B y mecanismos de reparación .....	38
3.2. UVR8 fotorreceptor de UV-B.....	41
3.3. Especies reactivas del oxígeno.....	43
3.3. Efectos físicos, químicos y morfológicos asociados a la aplicación de estímulos con radiación UV-B en plantas.....	45
3.3.1 Flavonoides y otros compuestos fenólicos .....	48
3.3.2 Glucosinolatos.....	53
3.4. Impactos de la RUV-B con otras características ambientales .....	55
4. Conclusiones .....	57

5. Recomendaciones .....	59
Referencias bibliográficas .....	60
Glosario .....	81

## Lista de tablas

Tabla 1. Niveles de radiación .....	21
Tabla 2. Mecanismos de fijación de CO <sub>2</sub> y efecto de la radiación en las plantas según su fisiología .....	22
Tabla 3. Efectos de la RUV-B en vegetales .....	23
Tabla 4. Diseño metodológico .....	36

## Lista de figuras

	<b>Pág.</b>
Figura 1. Radiaciones según la longitud de onda .....	12
Figura 2. Radiación solar y efecto invernadero.....	14
Figura 3. Espectro de radiación .....	17
Figura 4 Ruta de síntesis de fenilpropanoides .....	20
Figura 5 Secuencia del proceso de investigación .....	37
Figura 6 Proceso para la sección de artículos .....	37
Figura 7. Lesiones debidas a la RUV-B .....	38
Figura 8. Mecanismo de reparación del ADN por fotorreactivación.....	39
Figura 9. Mecanismo de reparación por escisión .....	40
Figura 10 Fotorreceptor de UV-B .....	42
Figura 11 Producción de especies reactivas de oxígeno.....	43
Figura 12. Efectos de la RUV-B en plantas a nivel molecular, bioquímico y fisiológico .....	45
Figura 13. Vía biosintética de flavonoides .....	47



## Introducción

El tema de investigación seleccionado es relevante en el campo de la química, específicamente en el área bioquímica, debido al gran interés que suscita el estudio del efecto de la variación en la composición del espectro electromagnético incidente en los seres vivos y la respuesta de los mismos mediada en la activación de rutas biosintéticas que pueden dar como resultado la variación en el contenido de metabolitos secundarios de las plantas. En Colombia este tema de investigación es promisorio gracias a la riqueza y diversidad de especies vegetales que tiene el país, las cuales pueden verse afectadas o beneficiadas por el incremento de la RUV-B incidente. La radiación UV comprende tres rangos dependiendo la longitud de onda, la UV-B comprende las longitudes de onda entre 280 y 320 nm. La radiación UV-C, comprendida entre los 200 y 280 nm, y la UV-A entre los 330 y 400 nm. Es importante recordar que el estudio del efecto de la RUV-B en plantas es relativamente reciente en Colombia y aún no se han establecido los protocolos para su implementación y estudio.

De esta forma, se identifica un campo de acción promisorio en relación a la unificación de conceptos durante los procesos de investigación, específicamente en temas centrales como lo son: las rutas metabólicas y biosintéticas que se expresan o se activan durante la elicitación con RUV-B, las cuales pueden ser diferentes entre tipos de plantas, pudiendo ser contrastantes entre plantas C3, C4 o CAM. Las plantas C3 se les atribuye este nombre debido a que el primer compuesto orgánico fabricado en la fotosíntesis es el ácido fosfoglicérico que tiene tres átomos de carbono. En las plantas C4 debido a la fijación durante la fotosíntesis del dióxido de carbono formando un ácido de cuatro carbono llamado

oxalacetato. Las plantas CAM son las adaptadas a condiciones extremas de temperatura y sequía extremas, como las que se presentan en las zonas desérticas; las plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) reducen al mínimo la fotorrespiración y ahorran agua mediante la separación de estos pasos en el tiempo, entre el día y la noche. (Yamori, Hikosaka, & Way, 2014)

El desarrollo de este trabajo permitió establecer algunos parámetros guía para la definición de cantidades de radiación aplicada, la equivalencia entre unidades que se emplean, y la forma y fuente que se utilizan para aplicar los tratamientos de radiación. De esta forma el documento también contribuye en el consenso en el uso de términos o variables especiales como: dosis, tiempo de exposición y las metodologías empleadas, las cuales difieren entre los autores que han realizado estudios sobre el tema, situación que dificulta la comparación entre los trabajos desarrollados.

## **Objetivo general**

Analizar las rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por radiación UVB en plantas mediante la revisión y actualización del estado del arte, con el fin de consolidar conceptos y normalizar posibles aplicaciones de la radiación durante la cosecha y poscosecha de plantas.

## **Objetivos específicos**

1. Analizar publicaciones científicas recientes para establecer los efectos físicos, químicos y morfológicos asociados a la aplicación de estímulos con RUV (280-320 nm) en plantas para identificar las principales rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de las plantas tratadas con RUV-B.
2. Describir estudios actuales relacionados con la identificación de las rutas biosintéticas y metabólicas relacionadas con la respuesta en plantas C3,

C4 y CAM tratadas con radiación para analizar el efecto de la radiación en los períodos de cosecha y poscosecha de las plantas.

3. Identificar y caracterizar posibles aplicaciones industriales para la elicitación con RUV-B en plantas.

## **Planteamiento del problema**

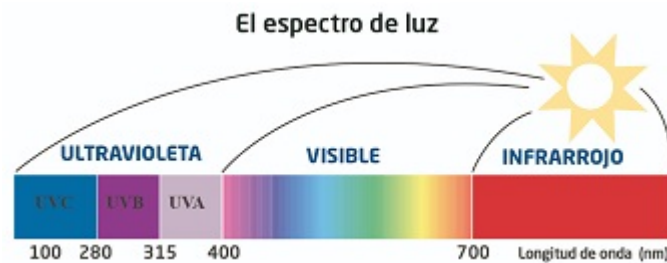
Para Colombia los productos de origen natural representan una oportunidad económica, lo que hace que su conocimiento sea de gran interés para la comunidad científica (González, 2017). Uno de los temas que inciden en la transformación de ese tipo de productos está relacionado con los efectos que se pueden lograr mediante el uso de la radiación ultra violeta - en adelante RUV.

La exposición de organismos vivos a esta radiación desencadena una serie de procesos químicos y físicos como su morfología que se manifiestan en efectos que potencializan algunas características que son apreciadas por los consumidores. Esos procesos varían de acuerdo con las rutas biosintéticas y metabólicas que se presentan en los diferentes tipos de plantas, lo cual implica la necesidad de profundizar en la identificación de esas rutas y los efectos que la radiación ocasiona en las plantas.

Teniendo en cuenta el interés por este tema, en el presente trabajo se efectuó una revisión sistemática de publicaciones que se hayan realizado en diferentes países y que tengan relación con los efectos de la RUV-B en plantas - en adelante RUV-B, teniendo en cuenta que esta metodología de actualización del estado del arte permite aprovechar los hallazgos obtenidos por diferentes investigadores sobre un determinado tema; el propósito es presentar en un solo escrito en el que se confrontan y/o complementan los resultados de manera que puedan servir como fuente de consulta para las personas que están interesadas en emplear estos hallazgos en sus propios campos de investigación académica o industrial. Se decide centrar el estudio en la RUV-B, entre otras razones, debido a que la misma genera inactivación celular en espectros más bajos que los

inducidos por la radiación ultravioleta C- en adelante RUV-C; además, de acuerdo con Castro (2017), la reducción de la capa de ozono genera un aumento mayor en la RUV-B que en la radiación ultravioleta A- en adelante RUV-A. Resulta pertinente señalar que la clasificación de estas radiaciones se hace de acuerdo con su longitud de onda, como se ilustra en la Figura 1.

**Figura 1. Radiaciones según la longitud de onda**



Fuente: Ruiz (Ruiz, 2017)

De esta manera se buscó contribuir en la consolidación de conceptos que faciliten la aplicación práctica de los efectos de la RUV-B e impactar de manera positiva las cadenas de producción que se derivan de esas plantas, en beneficio de los usuarios de las mismas.

Como hipótesis de investigación se planea que existen diversas rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por RUV-B en plantas, dependiendo de la intensidad y el tiempo de exposición, así como de las diferentes especies de plantas que reciban dicha radiación.

Esa hipótesis cobra validez debido a que cada vez están más documentados los efectos del cambio climático en el planeta y las especies que lo habitan, que se relacionan por diferentes fenómenos; por ejemplo, Candela et al (2015) estudian los efectos del cambio global en la cuenca del río Tordera en una región de España y concluyen que esos efectos incluyen una reducción de la precipitación del 11.3% y un incremento de la temperatura de 1°C, con relación al históricos de los valores de la zona. El trabajo concluye identificando una posible reducción del 31.8% de los recursos hídricos superficiales y subterráneos en la cuenca frente al

valor histórico y la recarga natural. Ese tipo de estudios se han realizado en diferentes zonas del mundo, encontrando que las consecuencias llevarán necesariamente al cambio de uso de los suelos, es decir, que algunos suelos que en la actualidad proveen de alimentos y de agua a las poblaciones vecinas, no lo podrán hacer en el futuro con los mismos niveles de productividad que lo han hecho hasta ahora.

Se trata de un fenómeno que afecta a todo el planeta, y en Colombia también ha sido estudiado desde hace algunos años; de acuerdo con el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM, “el proceso de cambio del clima es imposible de detener. Aunque se detuviera por completo la emisión de gases de efecto invernadero, la tierra seguiría calentándose por el efecto de los gases que ya se emitieron” (Costa, 2007, pág. 79), por lo que el país, debe dedicarle de manera urgente un gran esfuerzo a prepararse para sus impactos.

Los efectos del cambio climático incluyen como una de las primeras consecuencias, las variaciones en la radiación ultravioleta, como se presenta en la Figura 2. Hernández (2017) señala que el impacto de la RUV en general sobre los ambientes incluye efectos sobre el medio físico (por ejemplo, el clima óptico) y químico (por ejemplo, la transformación de la materia orgánica disuelta, que en algunos casos tiende a incrementar el impacto de la radiación de onda corta debido a la pérdida de absorción del agua. Es decir que la RUV afecta estructuras y funciones de los organismos vivos de diversas maneras, involucrando efectos no deseados en procesos celulares tales como la asimilación de nutrientes, orientación y motilidad, la fotosíntesis, la transcripción y la replicación del ADN (García, 2012). Otros estudios se han enfocado más específicamente en los efectos de esa radiación en las rutas metabólicas de activación (Suárez & Jazmín, 2015) (Limón, 2015) y procesos morfológicos (Valenzuela & Loreto, 2016) (Obando, 2017).

**Figura 2. Radiación solar y efecto invernadero**

Fuente: Adaptado de Hernández (2017).

En diferentes instituciones educativas y centros de investigaciones del mundo se han realizado en los últimos años publicaciones, en las cuales se registran los resultados relacionados con los efectos de la RUV en organismos vivos<sup>1</sup>. El presente trabajo buscó aprovechar la información disponible, con énfasis especial en la forma como se afectan las rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación<sup>2</sup> por RUV-B en plantas, con el ánimo de complementar esos trabajos en un proceso de revisión de literatura y actualización del estado del arte.

Mediante este ejercicio de actualización del estado del arte se evidenciarán diferentes puntos de vista y se complementaron los resultados obtenidos en los

<sup>1</sup> Por ejemplo, Prado, Pérez y González (2016) estudiaron los efectos de la radiación ultravioleta B (UV-B) sobre diferentes variedades de quinoa en condiciones controladas; Sandoval y Edding (2015) evaluaron el efecto de la radiación UV sobre la fotosíntesis de *Zostera chilensis*, proveniente de dos localidades del norte de Chile; Díaz et al (2017) analizaron la forma como la irradiación de semillas de tomate con RUV-B y RUV-C impacta su germinación, vigor y crecimiento, mientras que Rivera, Tapia, Luchsinger, Rodríguez y Escalona (2018) se enfocaron en tratamientos precosecha de RUV-B para aumentar la calidad funcional de lechugas “baby” hidropónicas.

<sup>2</sup> La elicitación, como la define Pérez (2012), es una técnica que induce o aumenta la producción de metabolitos mediante el uso de elicitors, factores bióticos o abióticos que producen un estrés en la planta o en el cultivo celular.

trabajos analizados, para que sus hallazgos puedan ser utilizados con mayor facilidad, para la comprensión de los efectos químicos, físicos y morfológicos que produce la RUV en plantas, específicamente en lo relacionado con la rutas biosintéticas y metabólicas de las plantas que son sometidas a la aplicación dosificada de RUV-B, con orientación hacia la aplicación práctica de esos hallazgos en Colombia.

El objetivo central de este trabajo consiste en analizar las rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por RUV-B en plantas mediante la revisión y actualización del estado del arte, con el fin de consolidar conceptos y posibles aplicaciones de la radiación durante la cosecha y poscosecha de plantas. Con ese fin, se analizan publicaciones científicas recientes en bases de datos como lo son Proquest, Science-Direct, Ovid, Ebsco, Scopus e ISI, para establecer los efectos físicos, químicos y morfológicos asociados a la aplicación de estímulos con RUV en plantas para identificar las principales rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de las plantas tratadas con RUV, se describieron estudios actuales relacionados con la identificación de las rutas biosintéticas y metabólicas relacionadas con la respuesta de las plantas, con el fin de analizar el efecto de la radiación en los períodos de cosecha y poscosecha, identificando y caracterizando posibles aplicaciones industriales para la elicitación con RUV en plantas.

# 1.Marco conceptual

El calentamiento global es uno de los fenómenos que ocasiona el cambio climático que ha experimentado el planeta. Sin embargo, existen otros efectos, de acuerdo con Peñuelas y Llusà (2003), como, por ejemplo, el crecimiento de las emisiones de compuestos orgánicos volátiles, lo cual podría hacer aumentar a corto plazo la productividad y la biomasa de las plantas.

Por su parte, Castro (2017) indica que la distribución de la longitud de onda que llega a la superficie de la tierra se modificará en las próximas décadas, como consecuencia de diferentes variaciones en la estratosfera, concretamente en cuanto a la forma como se distribuye y concentra el ozono (Zagarese, et al., 1998) (Carrasco, 2009) (Klem, et al., 2012).

Los cambios que ocurrirán en la composición de la capa de ozono y la atmósfera terrestre, originará que las longitudes de onda contenidas entre 280-320 nm lleguen de manera directa a la biosfera. Castro (2017) ha valorado una disminución de 1% en el espesor de la capa de ozono puede generar un incremento de 1,3-1,8% en la RUV-B que incide en la biosfera.

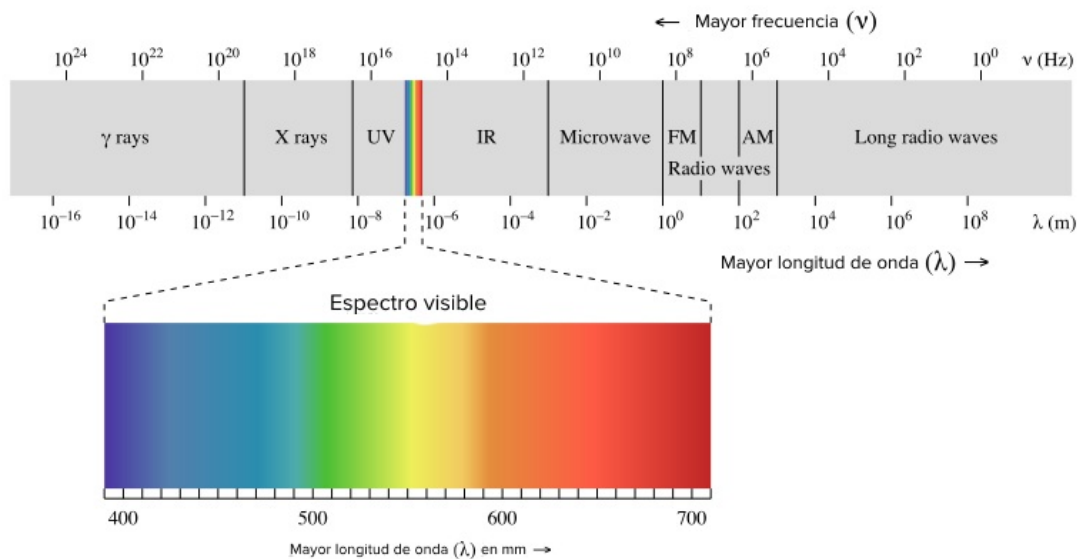
La radiación visible que llega a la tierra comprende una zona que corresponde aproximadamente al 4% del espectro electromagnético (Ramírez, 2016). Esta radiación abarca una longitud de onda entre 400 -700 nm, rango que comprende los colores del espectro visible (rojo, naranja, amarillo, verde, azul y violeta) De acuerdo con Carrasco (2009), las plantas requieren este rango del espectro para efectuar procesos fotosintéticos, por lo que se conoce como radiación fotosintéticamente activa (o RFA). Existe otro rango que se conoce como rango fotobiológico (Cirujeda & Taberner, 2006), que abarca una longitud de onda entre 280-1000 nm, por lo que comprende longitudes de ondas mayores que las correspondientes a la radiación RFA. Este rango incide en procesos tales como el control de foto-receptores específicos, como los fitocromos (Díaz, et al., 2017), al



igual que la fotomorfogénesis, que genera efectos sobre la elongación del tallo, expansión foliar, desarrollo de cloroplastos y síntesis de clorofila, (Ayala, y otros, 2011)

La radiación que llega a la tierra comprende longitudes de onda que incluyen el espectro visible, como se muestra en la Figura 3.

**Figura 3. Espectro de radiación**



Fuente: (Mora, 2015)

La RUV representa entre 8-9% del total de la radiación solar; esta radiación ha sido clasificada en tres rangos de acuerdo a la longitud de onda; UV-C (200-280nm), UV-B (280-320) y UV-A (320-400nm) (Ramírez, 2016).

La RUV-B representa el 1,5 % de la radiación total emitida por el sol, y tiene la capacidad de estimular diversos daños en los organismos fotosintéticos. A su vez, la RUV-A representa el 6,3% de la radiación solar (Castro, 2017).

A continuación, se presentan algunos hallazgos relevantes sobre los efectos de la RUV en plantas.

## **1.1. Efectos de la RUV en las plantas aromáticas**

De acuerdo con Pérez et al (2010), las plantas aromáticas han sido utilizadas por los seres humanos como etnomedicinas durante mucho tiempo, debido a la presencia de metabolitos secundarios importantes, incluyendo aceites esenciales; estas sustancias son moléculas orgánicas importantes porque tienen esencia natural y se biosintetizan en células especializadas de las plantas aromáticas, como las esclereidas, traqueidas, elementos de los vasos, y fibras del xilema y floema (Lagunes & Zavaleta, 2016). Estas células tienen un papel central en la biosíntesis, acumulación y secreción de aceites esenciales en la atmósfera. Como resultado, son las fábricas naturales para la síntesis de aceites esenciales, el estudio de la composición química de los aceites esenciales ha revelado que están compuestos por clases químicas altamente funcionalizadas que incluyen monoterpenoides, sesquiterpenoides, fenilpropanoides, etc.

Las células de plantas aromáticas que secretan aceites esenciales son muy diversas en morfología, y van desde tricomas altamente especializados, hasta células no especializadas, osmóforos y células secretoras de la epidermis de los pétalos. Estudios previos han demostrado que los conductos, las cavidades, los tricomas secretores, las células papilares cónicas y otros tejidos secretores de aceites esenciales suelen poseer estructuras celulares especializadas (Martorell, 2017). Las vías de biosíntesis de los aceites esenciales y otros compuestos aromáticos se reconocen en estos diversos tipos de células. Los mecanismos grancrino y ecrino son dos mecanismos diferentes de secreción, propuestos para ser responsables de la secreción de aceites esenciales (Martínez, Pérez, Huete, & Smith, 2014). Este hecho es respaldado por estudios que muestran que ambos mecanismos podrían existir para diferentes compuestos y diferentes plantas. Además, la investigación muestra que diferentes factores ambientales afectan el rendimiento y los componentes de estos aceites esenciales. (Rehman, et al., 2016)

## 1.2. Efectos de la RUV en otras plantas

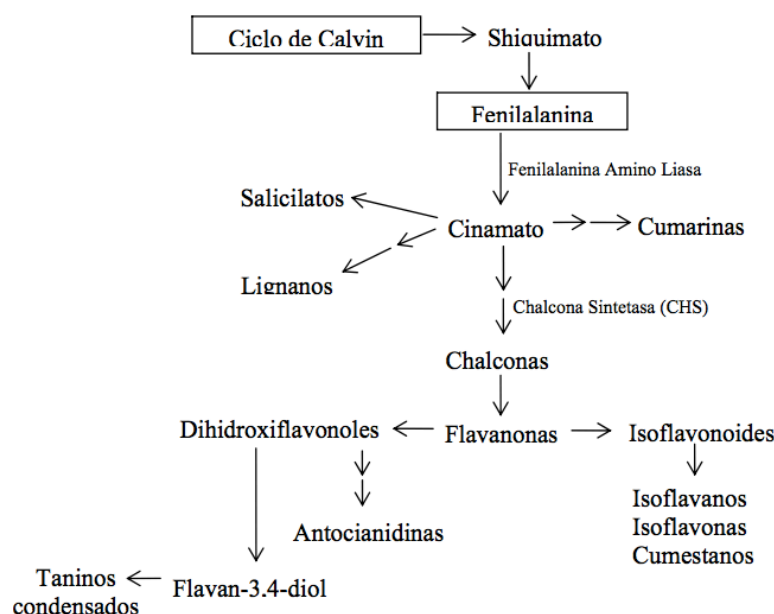
Los flavonoides son un gran grupo de metabolitos secundarios, que se encuentran presentes en la mayoría de las plantas y son vitales para el crecimiento, desarrollo y protección. Entre las funciones de estos compuestos, está su contribución a la adaptación al estrés. La identificación y cuantificación precisas de flavonoides totales o individuales en plantas expuestas a condiciones estresantes (por ejemplo, RUV-B) corresponde a un proceso desafiante debido a la diversidad estructural. Una gama de técnicas avanzadas de extracción y purificación puede facilitar la transferencia cuantitativa de flavonoides a solventes. Deben evaluarse las ventajas y desventajas de los métodos analíticos, incluidos los ensayos cromogénicos, la cromatografía líquida y de capa fina, la espectrometría de masas, la detección de resonancia magnética nuclear y el análisis fluorescente in situ no destructivo (Zhang, et al., 2015).

Las plantas son desafiadas constantemente por las fluctuaciones ambientales, en respuesta, han desarrollado una amplia gama de adaptaciones morfológicas y bioquímicas comprometidas para mejorar los efectos del estrés abiótico. Cuando se exponen a niveles de radiación solar por encima de 200 nm, activan la síntesis de un gran conjunto de enzimas y metabolitos secundarios como parte de un complejo filtro solar y mecanismo de defensa antioxidante. Por ejemplo, la uva (*Vitis vinífera*) se ha convertido en una planta modelo, debido a que ha sido ampliamente utilizada para estudiar las respuestas adaptativas a este tipo de estrés, ya que los cambios en la composición de la baya, son influenciados positivamente por el aumento de los niveles de RUV, mejorando la calidad de los vinos producidos posteriormente. A pesar de que la mayor parte de la atención se ha dirigido hacia la síntesis de flavonoides, estudios transcriptómicos y metabolómicos recientes como los de Dolzhenko (2010), Amzad (2013) y Sánchez (2015), han demostrado que los estilbenoides e isoprenoides también son una parte importante de la maquinaria de respuesta a la RUV de la uva.

Dependiendo de la etapa de desarrollo de la baya y el tipo de radiación (es decir, nivel de irradiancia y la longitud de exposición), los niveles de RUV aumentados, activan diferentes rutas metabólicas a través de la actividad de reguladores maestros que pertenecen al dominio de cremallera de Leucina básico (bZIP) y el factor de transcripción R2R3-MYB. Este control transcripcional está influenciado por la interacción de otros factores ambientales, como la luz, la temperatura o la disponibilidad de agua en el suelo. En la vid, los fenilpropanoides son parte de la lucha contra el daño por radiación. (Matus, 2016).

La biosíntesis de fenilpropanoides en las plantas da como resultado, innumerables compuestos fenólicos con diversas funciones biológicas como se presenta en la figura 4. La fenilalanina amonio liasa (FAL en español, más conocida como PAL, por su sigla en inglés) es la primera enzima comprometida en la vía, dirigiendo el flujo metabólico primario hacia una rama fenilpropanoide. (Salas, et al., 2017).

**Figura 4 Ruta de síntesis de fenilpropanoides**



Fuente: Leyva, E.(2011)

Las variaciones que se presentan en los organismos efectos ocasionadas por el efecto de la radiación, se deben a la diversidad de rutas metabólicas que existen en estos organismos de acuerdo con las características de cada especie.

Algunas especies de plantas no se ven afectadas por la RUV y varias aparentemente son estimuladas en su crecimiento, pero la mayoría de las especies son sensibles y la radiación afecta negativamente su desarrollo, de acuerdo con Yamori, Hikosaka y Way (2014). Por ejemplo, en el maíz (*Zea mays* L.), la eficiencia del fotosistema II es afectada a temperaturas superiores a los 45 °C, y la principal caída de la tasa de fotosíntesis se presenta a partir de los 32,5 °C y se inactiva casi por completo a los 45 °C. Lo anterior dado que las plantas C3, C4 y CAM reaccionan de manera diferente ante la RUV, como se muestra en la Tabla 2.

Además, numerosos factores ambientales también han demostrado debilitar o mejorar las respuestas de las plantas a la RUV. El grado de inhibición del crecimiento de los cotiledones de pepino irradiados con RUV-B se ve afectado por la temperatura. La sensibilidad de las plantas de cultivo a esta radiación también está influenciada por el régimen de agua, los niveles ambientales de radiación visible y el estado nutricional. Es importante señalar que las dosis bajas se consideran si son inferiores a  $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , media hasta  $10 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  y las dosis altas son las superiores a este nivel, como lo registran Haro y Guerrero (2013).

**Tabla 1. Niveles de radiación**

	$\text{kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	$\text{Wh m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
Dosis baja	$< 1$	$< 0,2778$
Dosis media	$\geq 1 \text{ y } < 10$	$\geq 0,2778 \text{ y } < 2,778$
Dosis alta	$\geq 10$	$\geq 2,778$

Fuente: elaboración propia

Así mismo, resulta importante registrar que de acuerdo al mecanismo de fijación del carbono en la fotosíntesis determina diferentes efectos en las plantas, como se muestra en la Tabla 2.

**Tabla 2. Mecanismos de fijación de CO<sub>2</sub> y efecto de la radiación en las plantas según su fisiología**

Característica	Clasificación de plantas según el mecanismo de fijación de CO <sub>2</sub>		
	C3	C4	CAM
Tasa máxima de fotosíntesis neta (mg de CO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )	15-35	40-80	1-18
Fotorrespiración	Presente	Difícil de detectar	Difícil de detectar
Sensibilidad de la fotosíntesis a cambios de O <sub>2</sub>	Sí	No	-
Relación de transpiración (g de agua / g de materia seca)	450-950	250-350	50-55
Producción de materia seca (ton/ha-año)	22 <sup>+</sup> / 3,3	38,6 <sup>+</sup> / 16,9	Variable

Fuente: Yamori, Hikosaka y Way (2014)

La sequía es una restricción ambiental importante que limita la productividad de muchos cultivos y afecta la calidad y el rendimiento, reducen la tasa de crecimiento, el alargamiento del tallo, la expansión foliar y los movimientos estomáticos. Además, causa cambios en una serie de procesos fisiológicos y bioquímicos que rigen el crecimiento y la productividad de las plantas. En condiciones de campo, las plantas generalmente experimentan varias tensiones simultáneamente. El estrés puede causar una variedad de respuestas, que pueden ser adictivas, sinérgicas o antagónicas (Bornman, et al., 2015). Las primeras se refieren al consumo descontrolado de sustancias nutritivas, el segundo a la aceleración combinada de los efectos usuales de la planta y el tercero a respuestas contrarias a las usuales en cada planta.

La evidencia de la interacción entre la exposición a RUV-B y el estrés por sequía en las plantas ha surgido en los últimos años, pero los mecanismos

especializados involucrados han recibido poca atención. La elucidación de la interacción entre la sequía y las tensiones con RUV-B ayudaría a comprender el impacto potencial del agotamiento parcial del ozono estratosférico en la adaptación de las plantas a las condiciones ambientales cambiantes (Vílchez, 2016). Sin embargo, los mecanismos de sensibilidad o tolerancia de las plantas de cultivo, ya sea en crecimiento y rendimiento, a las tensiones combinadas siguen siendo desconocidos. Ambas tensiones, RUV-B y sequía provocan un estallido oxidativo en las plantas (Bernal, 2016).

Sin embargo, no todos los efectos son negativos, estudios realizados por Schreiner y Huyskens (2006); Jansen et al. (2008), Pérez et al. (2010) y Ramírez (2016), han mostrado que la RUV-B puede constituirse en una técnica prometedora en la poscosecha tanto de frutas, hortalizas y aromáticas, tal como se resume en la Tabla 3, posteriormente encontraremos la descripción de los resultados principales de estos estudios y se complementa con la revisión establecida para el periodo 2010-2018.

**Tabla 3. Efectos de la RUV-B en vegetales**

Material vegetal	Dosis diaria empleadas	Parte/órgano irradiado	Autor y año
<i>Acorus calamus L.</i> (cálamo aromático)	0.50 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas	Kumari et al., (2009)
<i>Lycopersicon esculentum Mill.</i> (Tomate)	0,04-0,075-0,150-0,225- 0,300 Wh m <sup>-2</sup>	Frutos	Pérez et al., (2009)
<i>Lycopersicon esculentum Mill.</i> (Tomate)	0,04-0,075-0,150-0,225- 0,300 Wh m <sup>-2</sup>	Toda la planta	Pérez et al., (2010)
<i>Brasica napus</i> (canola)	1.4 a 2.8 Wh m <sup>-2</sup>	Semillas	Qaderi et al., (2010)
<i>Mentha x piperita L</i> (menta)	1.97 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Dolzhenko et al., (2010)
<i>Glycine max</i> (soya)	8-8,3 y 9,5 Wm <sup>-2</sup>	Semillas	Sanjay et al., (2011)
<i>Hordeum vulgare</i> (cebada)	0,35-1,4 Wm <sup>-2</sup>	Semillas	Klem et al., (2012)

Material vegetal	Dosis diaria empleadas	Parte/órgano irradiado	Autor y año
<i>Passiflora edulis</i> (maracuyá)	0,8 y 8 Wm <sup>-2</sup>	Toda la planta	Cechin et al., (2012)
<i>Mentha spicata</i> L (yerbabuena)	0,05-0,075 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Ramírez et al., (2013)
<i>Rosmarinus officinalis</i> L (romero)	0,05-0,075 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Ramírez et al., (2013)
<i>Thymus vulgaris</i> L (tomillo)	0,05-0,075 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Ramírez et al., (2013)
<i>Mentha spicata</i> L (yerbabuena)	0,05-0,075 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Maffei y Scannerini, (2000)
<i>Rosmarinus officinalis</i> L (romero)	0,05-0,075 Wh m <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	Rodríguez et al., (2014b)
<i>Vaccinium corymbosum</i> L cv. <i>Brigitta</i> and <i>Bluegold</i> (arándanos)	0,07-0,12-0,19 Wm <sup>-2</sup>	Hojas	Inostroza et al., (2014)
<i>Kalanchoe pinnata</i> (aromática)	0,27-1,02-4-15 Wm <sup>-2</sup>	Hojas y tallos	dos Santos et al., (2015)

Fuente: Ramírez (2016).

A continuación, se sintetizan los hallazgos de esas investigaciones.

Kumari et al (2009) evaluaron el efecto de la RUV-B suplementaria (sUV-B) en los contenidos de aceite esencial del *Acorus calamus* L., una planta medicinal cultivada en condiciones de campo natural. Después de la aparición de dos hojas, las plantas fueron expuestas a radiación sUV-B de 1.8 kJ m<sup>-2</sup> por encima del nivel ambiental de UV-B. El nivel de contenido de aceite esencial y fenol aumentó con la exposición a sUV-B. La exposición de sUV-B dio como resultado un aumento significativo en los contenidos de p-cimeno y carvacrol del aceite esencial. La disminución en el nivel de componente principal beta-asarona debido al tratamiento con sUV-B es de primordial importancia, debido a su preocupación toxicológica para la salud humana.

Pérez et al (2009), con el fin de aumentar los compuestos promotores de la salud en tomates, estudiaron si la aplicación de RUV-B moderada tiene un efecto elicitor en el metabolismo secundario de la planta, y así, posteriormente cambian



las concentraciones de compuestos bioactivos y la composición en frutos de tomate sin defectos morfológicos. Por lo tanto, las frutas se sometieron a RUV-B antes de la cosecha con una dosificación de UV-B de  $0,075 \text{ W} \cdot \text{h m}^{-2}$  y  $0,15 \text{ W} \cdot \text{h m}^{-2}$ . Después de diferentes tiempos de adaptación de 22 y 44 h, se determinaron las concentraciones de carotenoides en frutos maduros de tomate. Los resultados actuales mostraron que la exposición a UV-B antes de la cosecha causó una acumulación de contenido de licopeno y betacaroteno. El mayor aumento en el licopeno y el betacaroteno fue inducido por una dosis de UV-B de  $0,075 \text{ Wh m}^{-2}$  después de 22 h de tiempo de adaptación. Por lo tanto, la síntesis de carotenoides se promovió mediante RUV-B moderada antes de la cosecha.

Pérez et al. (2010) encontraron que el uso de elicitores o estímulos en poscosecha para enriquecer el contenido de sustancias fitoquímicas con potencial nutracéutico en frutas y verduras frescas por medio de RUV-B y otros medios, aumenta la síntesis de fitoquímicos, volviéndose una alternativa optimizando los procesos de extracción y tornándose mas saludables.

Qaderi et al (2010) estudiaron las respuestas de plántulas de canola a combinaciones de temperaturas ( $22^\circ / 18^\circ \text{ C}$  y  $28^\circ / 24^\circ \text{ C}$ ), niveles de radiación ultravioleta-B (UV-B) ( $5 [\text{ambiente}]$  y  $10 [\text{mejorada}] \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y regímenes de riego (bien irrigados y con agua). El aumento de UV-B redujo el número y el área de la hoja, la acumulación de masa seca, la relación de masa foliar, la asimilación neta de  $\text{CO}_2$ , la eficiencia del uso de agua, carotenoides y clorofila, pero aumentó la proporción del área foliar, la relación de la raíz de rodaje, y la evolución del etileno. Los factores principales y sus interacciones revelaron que el estrés hídrico tiene una influencia negativa más grande en las plantas que los otros dos factores. Sugieren que, en condiciones de cambio climático global, el estrés hídrico puede tener un efecto más fuerte en el rendimiento de la planta que la RUV-B.

Dolzhenko (2010), tras de exponer las plantas de menta cultivadas en campo (FP) y en una cámara de crecimiento (GCP), a RUV-B, analizaron la expresión de

genes implicados en la biosíntesis y codificación de terpenoides. Encontraron que tanto en FP como en GCP, la mayoría de estos genes estaban regulados por el tratamiento con UV-B. La cantidad de la mayoría de los componentes del aceite esencial, que se analizaron, no se correlacionó con la expresión génica. Se encontró que la composición de fenol total siempre aumentaba después de la irradiación con UV-B; sin embargo, FP siempre mostró un mayor contenido de fenol con respecto a GCP. Los resultados de este trabajo muestran que la RUV-B modula diferencialmente la expresión de genes implicados en la biogénesis del aceite esencial de menta y el contenido de flavonoides absorbentes de UV-B. Las plantas cultivadas en el campo se adaptaron mejor al aumento de la RUV-B que las plantas cultivadas en cámaras de crecimiento.

Sanjay et al (2011) estudiaron ocho cultivos de soja para determinar las consecuencias de excluir la UV-B solar sobre el desarrollo vegetativo (altura de la planta, área foliar, número de nodos), compuestos absorbentes de UV (implicados en la protección UV-) y el rendimiento del cultivo (número de vainas y peso de la semilla) y para determinar la diferencia del cultivar en su sensibilidad al UV-B ambiental. La exclusión de UV-B solar mejoró el crecimiento vegetativo y el rendimiento de todos los cultivares de soja. Los resultados mostraron una asociación inversa significativa entre la mejora en el crecimiento vegetativo y el número de mazorcas entre los cultivares evaluados, lo que indica diferencias en el reparto de carbono entre los cultivares por la vía de exclusión de UV-B solar.

Klem et al. (2012) examinaron los efectos interactivos de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en la aclimatación de las plantas a la RUV en condiciones de campo en dos variedades de cebada (Barke y Bonus). Las plantas, pretratadas bajo exclusión UV e intensidades bajas de PAR, fueron posteriormente expuestas a cuatro tratamientos de radiación que representan la combinación de intensidades baja [-] y alta [+] UV y PAR. Se usaron filtros selectivos UV y PAR para la exclusión de UV y la reducción de PAR hasta aproximadamente el 25% de la irradiación ambiental. Se usó un sistema de lámparas moduladas para mejorar la RUV hasta aproximadamente el 200% de la

temperatura ambiente. Se estudiaron los cambios en el contenido de flavonol y clorofila, la fluorescencia de la clorofila, el intercambio de gases y la reflectancia hiperspectral de la hoja durante siete días de aclimatación a los nuevos tratamientos. Al final de este período se llevó a cabo un análisis morfológico de la biomasa aérea. El tratamiento [UV + PAR-] redujo significativamente la actividad fotosintética de las hojas de cebada; la reducción fue más pronunciada en hojas viejas que jóvenes y mayor en la variedad Barke que en Bonus. Mientras que el tratamiento con [PAR +] desencadenó mecanismos fotoprotectores que mejoraron parcialmente los efectos de UV sobre la fotoquímica y la asimilación de carbono. El tratamiento [PAR +] indujo la acumulación de flavonoles, principalmente en hojas jóvenes, mientras que en hojas viejas la acumulación inducida por UV fue más pronunciada. Se encontró una proporción inversa entre el contenido de flavonol y el área específica de la hoja, independientemente de la variedad de cebada y el tratamiento UV / PAR. La RUV mejorada redujo la longitud final de la hoja, particularmente en plantas [PAR-], en hojas jóvenes y en variedad Barke.

Cechin (2012) evaluaron los efectos de la RUV-B sobre el crecimiento vegetativo y sobre las características de intercambio de gases de plantas de maracuyá cultivadas en invernadero. La RUV-B no ponderada promedio cerca del ápice de las plantas fue de  $8 \text{ W m}^{-2}$  para el tratamiento con UV-B (alto UV-B) y  $0.8 \text{ W m}^{-2}$  para las plantas de control (bajo UV-B). Las plantas fueron irradiadas con UV-B durante 7 horas por día, centradas en el mediodía solar, durante 16 días. La alta RUV-B resultó en una menor acumulación de materia seca en los brotes por planta. El contenido de compuestos absorbentes de UV-B y antocianinas se incrementó en las plantas expuestas a una alta RUV-B, en comparación con el control. La RUV-B no afectó la conductancia estomática o la tasa de transpiración, pero redujo la fotosíntesis y la eficiencia instantánea del uso del agua, y aumentó la concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular. La acumulación de compuestos absorbentes de UV-B y antocianinas no protegió eficazmente a las plantas de la RUV-B suplementaria, ya que el crecimiento y los procesos fotosintéticos se redujeron significativamente.

Maffei y Scannerini, (2000) señalan que la RUV-B afecta la composición química del aceite, así como la morfología, la proteína total y el contenido total de fenol de la *Mentha piperita*. El contenido de aceite esencial se incrementó ligeramente por la RUV-B, y el contenido de mentol se redujo significativamente debido a la mayor síntesis de mentona, mentofurano y acetato de mentilo. El efecto sobre la morfología de la planta fue una inhibición significativa del alargamiento del tallo, acompañado de cambios en el área foliar. El contenido de proteína y los fenoles totales se incrementaron cuando las plantas se irradiaron con UV-B, mientras que no se observaron efectos significativos para el contenido de clorofila.

Rodríguez et al (2014b) estudiaron la influencia de dos dosis diferentes de RUV-B sobre las concentraciones foliares de ácidos rosmarínico y carnósico. Los resultados mostraron que la RUV-B aumentó significativamente las concentraciones de ácidos rosmarínico y carnósico, así como otros compuestos típicos en las plantas de romero, como lo son naringina y carnosol. Sin embargo, el aumento de los niveles de ácido rosmarínico y carnósico no fue concomitante con un aumento en la actividad depuradora de radicales de los extractos de romero de las plantas tratadas con RUV-B en comparación con las plantas de control.

Inostroza et al (2014) investigaron los efectos del aumento de las dosis de RUV-B en las características anatómicas, bioquímicas y moleculares de las hojas de dos genotipos de arbusto alto. Las plantas se cultivaron en un sustrato sólido y se expusieron a 0, 0,07, 0,12 y 0,19  $\text{W.m}^{-2}$  de RUV-B biológicamente efectiva durante 72 h. El grosor de la hoja y el grosor de la epidermis adaxial disminuyeron más de 3 veces en ambos genotipos a la dosis más alta de UV-B. Además, se observó una desorganización evidente en las diferentes capas de células a la RUV-B más alta. Se observó una disminución significativa en la clorofila a / b después de 6 h en *Brigittia (vaccinium corymbosum l)* bajo las mayores dosis de UV-B. La antocianina y los compuestos fenólicos totales aumentaron, especialmente a 0.19  $\text{Wm}^{-2}$ , en comparación con el control en ambos genotipos. El ácido clorogénico fue el ácido hidroxicinámico más abundante en *Brigittia*, y fue

significativamente mayor que en las hojas de arándano azul (*Vaccinium Corymbosum*). La reducción del grosor foliar concomitante con una menor peroxidación lipídica y la potenciación rápida de metabolitos secundarios, junto con una inducción estable del factor de transcripción VcMYBPA1 sugiere un mejor rendimiento frente a la RUV-B del genotipo Brigitta.

Dos Santos (2015) investigó los efectos de la RUV-B suplementaria sobre el perfil fenólico, la actividad antioxidante y el contenido total de flavonoides de las hojas de *K. pinnata*. Las plantas crecieron bajo luz blanca (control W) y RUV-B suplementaria (W + UV-B). La RUV-B suplementaria mejoró el contenido total de flavonoides de los extractos de hojas, sin afectar la actividad antioxidante o el rendimiento de los extractos. El análisis por TLC y HPLC de extractos de hojas W y W + UV-B reveló diferencias cuantitativas y cualitativas en sus perfiles fenólicos. Los extractos W + UV-B contenían una mayor diversidad de compuestos fenólicos y una mayor cantidad de quercitrina, un importante flavonoide bioactivo de esta especie. La RUV-B se propone como una fuente de luz suplementaria en el cultivo de *K. pinnata* para mejorar su composición de flavonoides.

Más recientemente, Takshak y Agrawal (2016) reportaron que la aplicación suplementaria de UV-B poscosecha también puede aumentar la concentración de varios compuestos fenólicos; dosis de UV-B de aproximadamente 0.5 KJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> aumentaron los flavonoles y los ácidos fenólicos en grosella negra (*Ribes nigrum*) y espárragos blancos (*Asparagus officinalis*). Así mismo, Pérez, González y Prado, (2016) aplicaron RUV-B diaria de 7,5 W m<sup>-2</sup> a sobre diferentes variedades de quinoa (*Chenopodium quinoa*); evaluaron los efectos en la altura de la planta (A), diámetro de tallo (DT), largo x ancho (LA), número de hojas (NH), área foliar específica (AFE) y masa foliar específica (MFE) en cinco variedades de quinoa y encontraron que los resultados fueron distintos según la variedad para cada parámetro evaluado. Así, A aumento en las variedades CICA y Robura y DT se desarrollo positivamente en CICA y Faro Roja. LA evidencio cambio representativo en CICA; el NH experimentó cambios positivos en todas las variedades y la MFE experimento un cambio eficiente en Faro Roja, Kancolla y

Robura. Como se observa, CICA fue la única variedad que experimentó crecimientos representativo en todos los parámetros evaluados.

Entre tanto, Rodríguez (2018) realizó unas pruebas de laboratorio para evaluar el efecto del secado de uvas (*Vitis vinífera*) al sol, comparando los resultados cuando se emplea el espectro completo de radiación y cuando se colocan filtros para evitar que la radiación UV llegue a las frutas. De acuerdo con los resultados obtenidos, el secado solar que incluye el espectro de UV puede acelerar el proceso de secado, aunque se genera un efecto negativo sobre la capacidad antioxidante, y el valor nutricional, por lo que no se recomienda su utilización. En este caso no se especifica la intensidad de la radiación UV empleada.

Oviedo, Navarro y Altamiranda (2018) estudiaron el efecto de la distancia de la fuente de radiación en los efectos de desinfección de frutas, teniendo en cuenta que el mal uso de la radiación ultravioleta puede generar riesgos por el mecanismo de fotoreactivación de la resistencia de microorganismos. El experimento se basó en muestras de fresas comunes (*Fragaria* sp.) a las que se les aplicaron diferentes dosis de radiación, para analizar el efecto antibiótico en la superficie de las frutas, lo cual se midió por medio de cultivos pre – post. Los resultados indican que la muestra sometida a la radiación localizada a una distancia de 30 cm durante 7.5 min, permite obtener el mayor índice de reducción del crecimiento de microbios; a su vez, una radiación localizada a 20 cm de la fuente y por los mismos 7,5 min, permite que los cultivos de bacterias coliformes y levaduras presente crecimiento exponencial frente a las demás muestras. Esto les permitió descartar la teoría según la cual entre menor sea la distancia de la radiación, mayor sería el daño del ADN de las bacterias que inhibe su crecimiento; las pruebas fueron hechas con lámparas de 30W de potencia.

Manrique (2018) evaluó el efecto de la radiación UV-B en la composición química y actividad antioxidante de extractos de orégano (*Origanum vulgare* L.) y concluyó que el tratamiento de este material vegetal con radiación ultravioleta B, genera una positiva incidencia que puede variar entre el 1.2 y el 5% en el rendimiento de

*Origanum vulgare* L, dependiendo del tiempo de adaptación, que varió entre 24 y 48 horas respectivamente. La radiación empleada en este caso fue de  $0,075 \text{ Wh m}^{-2}$ .

López, Ríos, Ramírez, López y Palou (2018) se enfocaron en la comprensión del efecto que tiene radiación ultravioleta sobre determinadas propiedades de películas comestibles elaboradas con jugo de granada (*Punica granatum*), teniendo en cuenta el proceso de reticulación que es inducido por esta radiación.

Las películas elaboradas con jugo de granada se expusieron a diferentes dosis de radiación; las variables evaluadas fueron el color, propiedades mecánicas, permeabilidad y solubilidad. Los resultados indicaron aumento de la fuerza de tensión y rigidez de las películas, mientras que la elongación se vio disminuida, y se mantienen estables la permeabilidad y la solubilidad. El efecto neto de color se incrementó en la medida en que se aumentó la dosis de radiación; la dosis más alta estudiada fue de  $1555.2 \text{ J.m}^{-2}$ ; también se emplearon dosis de 32.4, 64.8, 129.6 y  $194.4 \text{ J.m}^{-2}$ .

Soriano y otros (2016) estudiaron las respuestas antioxidantes de la Damiana (*Turnera diffusa Willd*) a la exposición a radiación ultravioleta artificial en un modelo in vitro; de acuerdo con este trabajo, los resultados indican que las dosis elevadas y severas de RUV-B artificial produjeron modificaciones de la capacidad antioxidante, reflejado en el incremento del contenido de vitamina C y la disminución del contenido de compuestos fenólicos totales. Los ensayos se llevaron a cabo con tres dosis diferentes de UV-B artificial por tres semanas:  $0,5 \text{ mW cm}^{-2}$  por 2 h diarias,  $1 \text{ mW cm}^{-2}$  por 2 h diarias, y  $1 \text{ mW cm}^{-2}$  en el transcurso de 4 horas diarias.

Por último, Ayala (2018) estudió el efecto en la incidencia de antracnosis (*Collectotrichum acutatum*) mediante tratamiento de semilla con radiación solar en dos etapas fenológicas de chocho de dos genotipos locales (*Lupinus mutabilis*). La radiación empleada fue de 1.3, 2.1 y  $2.7 \text{ MJ.m}^{-2}$  correspondiente a tiempos de 30, 45 y 60 minutos; el efecto encontrado fue la disminución del porcentaje de

infección de antracnosis en comparación con una muestra que se empleó de referencia y que no estuvo expuesta a radiación; el máximo efecto se logró con la radiación de  $2.1 \text{ MJ.m}^{-2}$ .



## 2. Metodología

El trabajo se desarrolló mediante un proceso de revisión sistemática de literatura; proceso entendido de acuerdo con Kitchenham (2004), como un método para identificar, evaluar e interpretar todas las investigaciones pertinentes a una determinada pregunta de investigación, área temática o fenómeno de interés; en la metodología se aplican estrategias científicas para limitar los sesgos en el proceso de recopilación, valoración crítica y síntesis de los estudios relevantes (Abreu, 2014). Dentro de este contexto, los estudios individuales que contribuyen a una revisión sistemática se denominan estudios primarios y una revisión sistemática es considerada una clase de estudio secundario, dado que su población de estudio está constituida por esos estudios primarios.

Para el desarrollo de esta metodología se realizaron búsquedas en bases de datos como lo son Proquest, Science-Direct, Ovid, Ebsco, Scopus e ISI, así como las bases de datos de la UNAD, en idiomas inglés y español, revistas indexadas, catálogos universitarios y otras de similar nivel de confiabilidad como Cab Direct (2018) y Current Contents (2018), Universidad Nacional de Colombia ([www.unal.edu.co](http://www.unal.edu.co)), Scientific Electronic Library Online (2018) y Bioline (Bioline, 2018); dentro de estas bases de datos se emplearon publicaciones con acceso libre. La búsqueda se orientó hacia publicaciones relacionadas con la elucidación de las rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por RUV-B en plantas. Las publicaciones inicialmente recolectadas fueron seleccionadas de acuerdo con el aporte que ofrecieron frente a los objetivos planteados; una vez seleccionadas, fueron analizadas con mayor profundidad y se organizaron los hallazgos de acuerdo con los objetivos planteados.

Con el fin de asegurar la confiabilidad de los resultados, se consideraron elegibles las publicaciones que se realizaron teniendo como referente investigaciones basadas en fuentes primarias, sobre los efectos de la radiación en los organismos vivos. Los parámetros que se tuvieron en cuenta para la selección y clasificación de las publicaciones fueron:

1. Identificación de la metodología empleada
2. Sustento teórico con base en el cual se definió la metodología
3. Población incluida en cada trabajo
4. Resultados obtenidos
5. Conclusiones y recomendaciones generadas.

Respecto a la metodología empleada en los trabajos seleccionados se buscó verificar su claridad respecto a los objetivos de cada trabajo, de manera que las conclusiones o hallazgos que se generen guarden coherencia con esa metodología y, por lo tanto, su utilización sea confiable. Respecto del sustento teórico de los trabajos, se analizó que el mismo se refleje en el diseño metodológico correspondiente, es decir, que el sustento teórico de los trabajos sea suficientemente claro y consistente con la metodología empleada.

Respecto de la población incluida, se buscó que los trabajos describieran con claridad la población a la cual se le aplicó el procedimiento de investigación, de manera que exista uniformidad sobre el campo de aplicación de los resultados.

En cuanto a los resultados de las publicaciones, se analizó que su origen fuera confiable para asegurar la veracidad de los estudios realizados evitando de esa forma que se tergiverse la información. Por último, las conclusiones y recomendaciones se analizaron para confrontarlas respecto de los resultados obtenidos, especialmente teniendo en cuenta que se buscó que las mismas tuvieran relación con el problema objeto de estudio de esta monografía y no con otros aspectos diferentes derivados de la RUV-B en plantas.

Igualmente, se incluyeron publicaciones que aportaron criterios científicos elaborados con rigurosidad.

La secuencia del proceso de investigación incluye las siguientes etapas, como se muestra en la Figura 5.

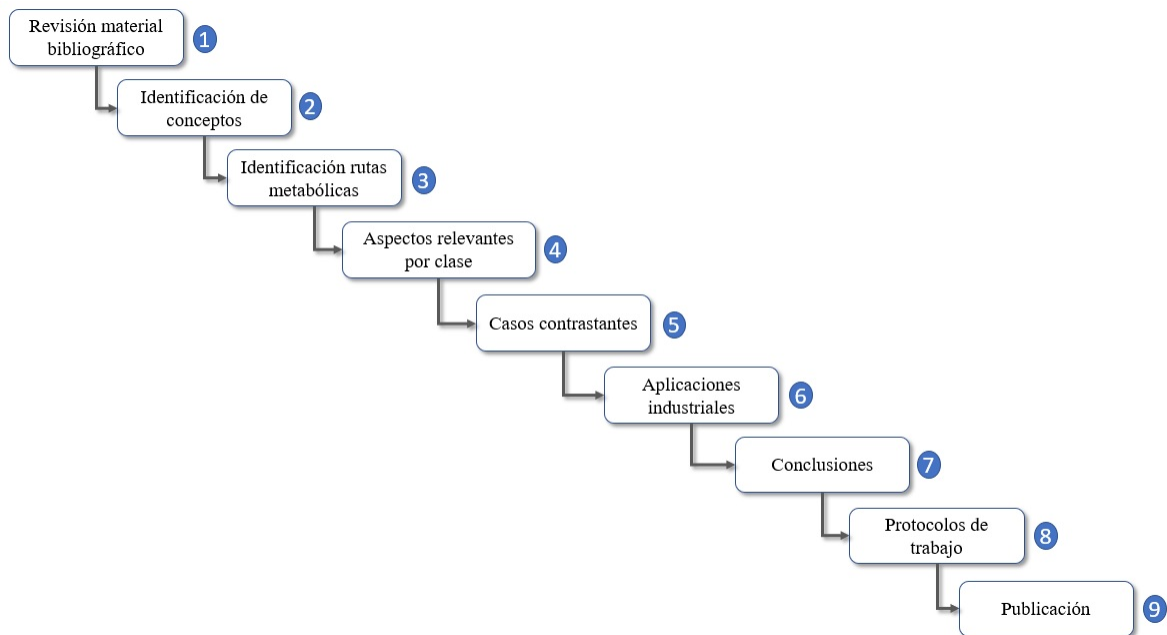
1. Revisión y recopilación de material bibliográfico años 2010 a 2018 con aplicación de radiación en plantas
2. Identificación y establecimiento de conceptos (normalización)
3. Identificación de rutas metabólicas y biosintéticas para las plantas tratadas para cada tipo de RUV-A, UV-B y UV-C
4. Estructuración de los aspectos relevantes identificados presentados por tipo o clase de planta estudiada especialmente para plantas tratadas con UV-B (de acuerdo a fisiología seria plantas C3, C4 y CAM).
5. Identificación de casos contrastantes con mismas plantas o mismas familias de plantas
6. Posibles aplicaciones industriales de la UV-B y casos implementados o promisorios
7. Conclusiones
8. Protocolos de trabajo
9. Redacción documento susceptible a publicación

A continuación se describe los ítems mencionados en la siguiente tabla.

**Tabla 4. Diseño metodológico**

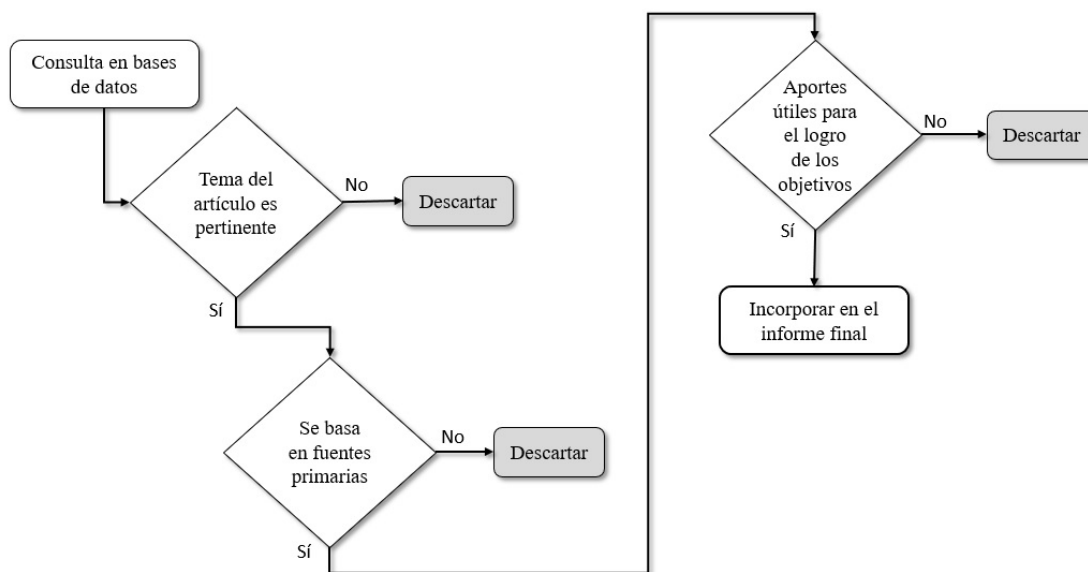
Ítem	Descripción
Revisión y recopilación de material bibliográfico años 2010 a 2018 con aplicación de radiación en plantas	Búsqueda en bases de datos de publicaciones relacionadas con los objetivos de la investigación
Identificación y establecimiento de conceptos (normalización)	Comprensión y unificación de los conceptos empleados en las publicaciones disponibles
Identificación de rutas metabólicas y biosintéticas para las plantas tratadas para cada tipo de RUV-A, UV-B y UV-C	Análisis de las publicaciones para extraer lo relacionado con las rutas metabólicas y biosintéticas
Estructuración de los aspectos relevantes identificados presentados por tipo o clase de planta estudiada especialmente para plantas tratadas con UV-B (de acuerdo con la fisiología de plantas C3, C4 y CAM).	Selección de los hallazgos pertinentes, clasificándolos de acuerdo con las tres fisiologías de plantas
Identificación de casos contrastantes con mismas plantas o mismas familias de plantas	Búsqueda de posibles hallazgos contrastantes en las diferentes publicaciones identificadas
Posibles aplicaciones industriales de la UV-B y casos implementados o promisorios	Identificación de usos industriales que pueden desarrollarse a partir de los resultados de las publicaciones estudiadas
Conclusiones	Síntesis de los hallazgos del trabajo frente a los objetivos del mismo
Protocolos de trabajo	Descripción de los protocolos de trabajo empleados en las publicaciones estudiadas
Redacción documento susceptible a publicación	Construcción del documento de acuerdo con los requisitos para su publicación

**Figura 5 Secuencia del proceso de investigación**



Adicionalmente, para la selección de los artículos que se incorporaron al informe final de la investigación, se siguió el procedimiento que se presenta en la Figura 6.

**Figura 6 Proceso para la sección de artículos**

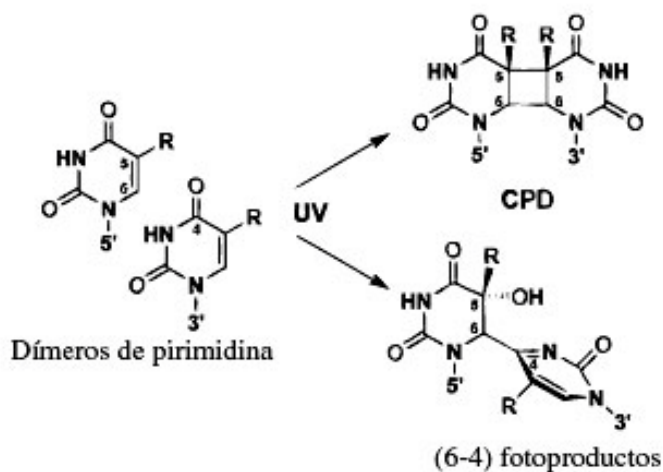


### 3. Resultados

#### 3.1. Efectos al ADN generado por la RUV-B y mecanismos de reparación

Los efectos en las plantas generados por la RUV-B puede perjudicar de manera directa al ADN, viéndose reflejado en la forma, la fisiología y la bioquímica a causa de que la absorción de la radiación nociva conlleva a la generación de dímeros de pirimidinas (CPD) (Giordano et al., 2004) adyacentes, por formación de anillos de ciclobutano (DPCs) y fotoproductos denominados dímeros de pirimidina pirimidona (6-4 PPs) entre bases adyacentes de timina y citosina (LI, J.; Uchida, T.; Todo, T.; Kitagawa, T. 2006) (ver Figura 7). Las dos clases de dímeros obstaculizan la replicación del ADN.

**Figura 7. Lesiones debidas a la RUV-B**

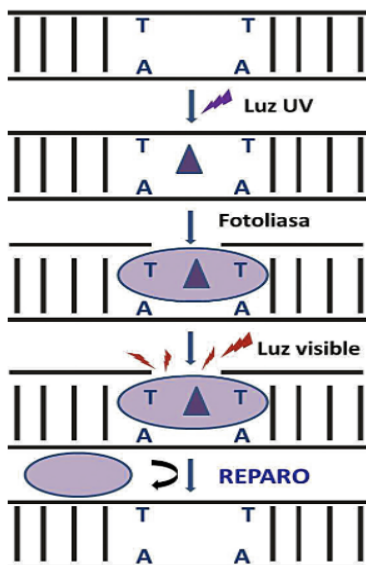


Fuente: Carrasco (2009)

Las plantas cuentan con diversos mecanismos para restaurar los fotoproductos indeseados, dentro de los cuales están la fotorreactivación y la escisión

La fotorreactivación es catalizado por la enzima fotoliasa, la cual toma energía de la luz y la transforma a través de dos cromóforos para revertir el dímero (ver figura 8).

**Figura 8. Mecanismo de reparación del ADN por fotorreactivación**



Fuente: Tafurt (2014)

Este mecanismo se ha estudiado por medio de espectroscopia de resonancia Raman (Li, J.; Uchida, T.; Todo, T.; Kitagawa, T. 2006). Todas las fotoliasas caracterizadas contienen a la coenzima *FAD* (*Flavin adenina dinucleótido*) reducida y un segundo cromóforo que dependiendo de la especie podrá ser el 5,10-methenyltetrahydrofolate (MTHF) (fotoliasa Tipo I) o el 8-hydroxy-5-deasa-riboflavin (8-HDF) (fotoliasa Tipo II) (Carell, X., 2001). Los mecanismos de reacción propuestos para ambas clases de fotoliasas son similares, donde los cromóforos MTHF o 8-HDF funcionan como fotoantenas absorbiendo luz azul, la que es posteriormente transferida para reducir a la coenzima FAD. La coenzima reducida (FADH) cede el electrón al CPD, provocándose el arreglo electrónico dentro de la estructura cíclica de los fotoproductos. Lo anterior da lugar al rompimiento de los anillos de ciclobutano,

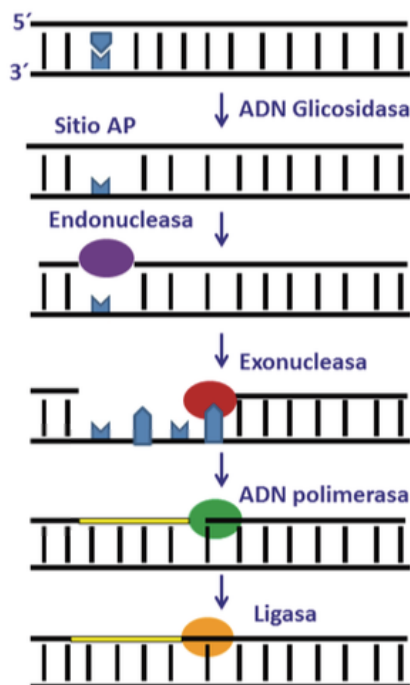
con lo que finalmente se restaura la integridad de las bases en la molécula de ADN(Carrasco 2009).

La escisión de bases es una vía de reparación del ADN que corrige daños oxidativos, derivados de la alquilación celular y despurinizaciones espontáneas. Es utilizada por la célula para la protección contra daños y pérdidas de bases generando sitios apurínicos o apirimidínicos, más conocidos como sitios AP (27), los cuales pueden ser mutagénicos y citotóxicos si no son reparados correctamente, tornándose una amenaza para la viabilidad celular e integridad genómica puesto que pueden bloquear la replicación o la transcripción (Tafurt, y.,2014)

La reparación por escisión remueve las bases dañadas o modificadas mediante la glicosilasa y origina un sitio AP (apurínico/apirimidínico), el cual es reconocido por la AP-endonucleasa. Finalmente, una exonucleasa degrada el sitio AP en la cadena que es sintetizado por la ADN polimerasa y sellado por la ligasa (ver figura 9).

### **Figura 9. Mecanismo de reparación por escisión**

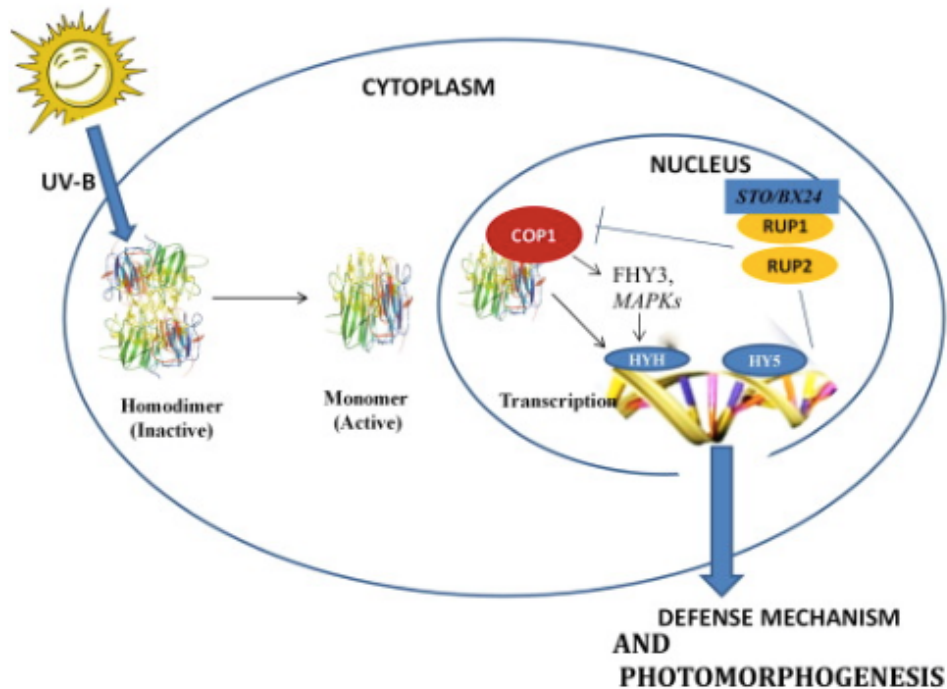




Fuente: Tafurt (2014)

### 3.2. UVR8 fotorreceptor de UV-B

UVR8 es una proteína de  $\beta$ -hélice de siete hojas de 440 aminoácidos (Christie et al 2012, Wu et al., 2012) que actúa específicamente para mediar la respuesta a la RUV-B mejorando la supervivencia de la planta. Este receptor media algunas respuestas fotomorfógenas a través de cambios en la expresión de genes implicados en la reparación del ADN, la defensa antioxidante y la producción de compuestos fenólicos que pueden actuar como moléculas de detección UV (Rizzini, J., 2011). El fotorreceptor UVR8 interactúa con regulador fotomorfogénico constitutivo 1 (COP1), el cual regula procesos desencadenados después de la exposición a RUV-B y los dos promueven la activación de la transcripción de HY5 que retransmite los genes de respuesta de asimilación de RUV-B (figura 10).

**Figura 10 Fotorreceptor de UV-B**

Fuente: Parihar (2015)

Puesto que la interacción UVR8-COP1 es visto sólo a la exposición de RUV-B (Rizzini et al. 2011, Cloix et al 2012), se puede con seguridad suponer que COP1 interactúa sólo con el monómero de UVR8. El factor de transcripción HY5 responde a un amplio espectro de la luz para modular la expresión de genes sensibles a la luz. En un análisis de genoma de HY5 in-vivo en sitios de unión, fueron analizados más de 9000 genes de *Arabidopsis*, muchos de los cuales resultaron sensibles a la luz, demostrando de esta forma ser posibles blancos de HY5 (Zhang et al., 2011)

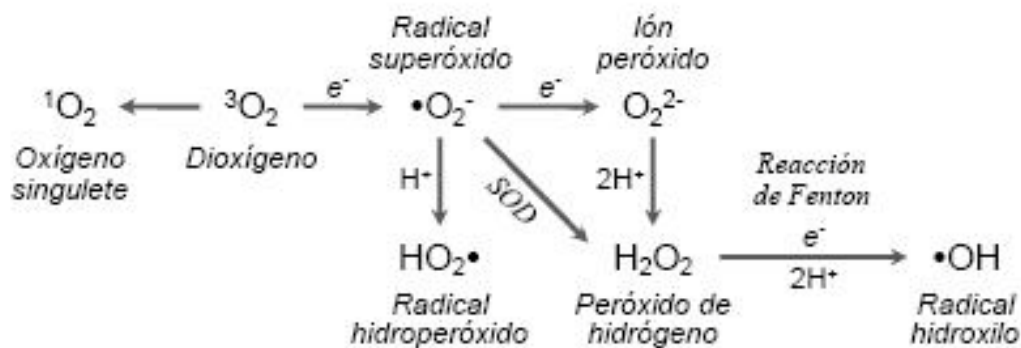
El fotorreceptor de RUV-B UVR8 es relevante en la aclimatación de plantas potencialmente susceptibles a la radiación RUV-B, contribuyendo a la supervivencia de la planta en luz del sol. Investigaciones realizadas en *Arabidopsis thaliana* han conducido a la identificación y caracterización en la percepción de la UV-B mediada por el UVR8 UV-B y la subsecuente interacción

UVR8-COP1 han surgido como un mecanismo central primario para UV-B de señalización (Gareth, I.,2014).

### 3.3 Especies reactivas del oxígeno

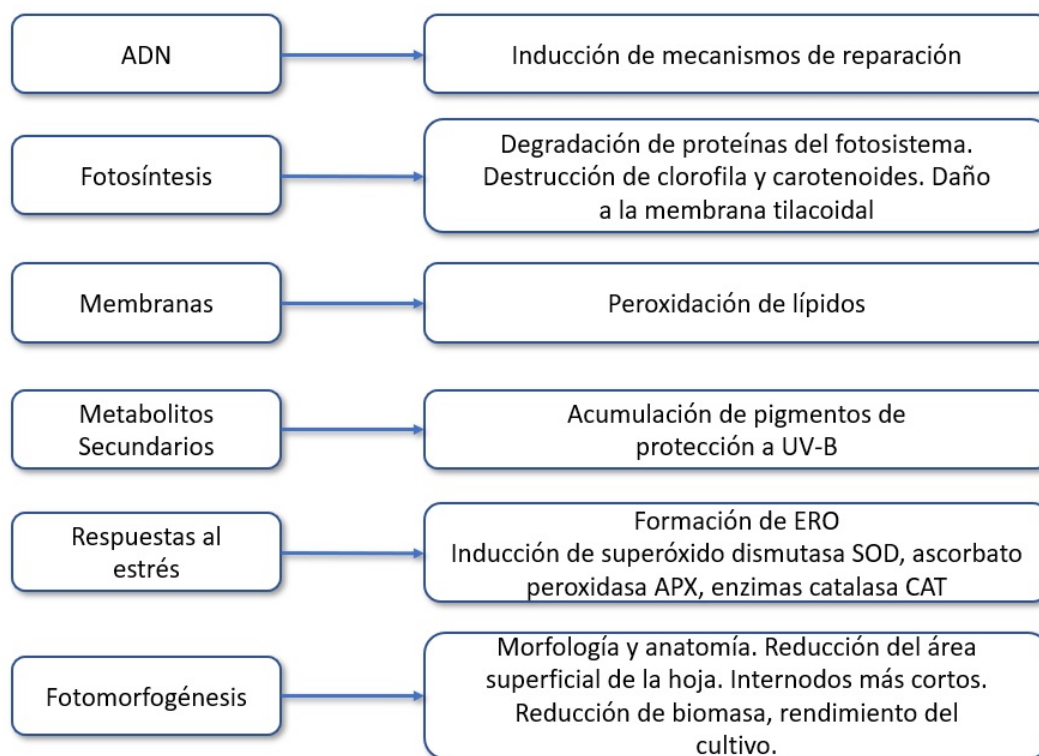
Las especies reactivas del oxígeno (ERO) como lo son el peróxido de hidrógeno, el oxígeno molecular, el radical hidroxilo y el radical superóxido (figura 11), no solo son componentes producidos por la fotosíntesis sino que también en eventos relacionados con el estrés abióticos y bióticos. entre ellos la presencia de contaminantes, modifica el equilibrio entre la producción y la eliminación de ERO e induce un fenómeno conocido como estrés oxidativo. Sin embargo, estudios recientes han revelado que también están implicados en numerosos procesos durante todo el ciclo de vida de planta, desde el desarrollo de la semilla y la germinación, a través de a raíz y desarrollo de la flor. Para que el proceso de fitorremediación se produzca de manera eficiente las plantas y microorganismos involucrados deben ser tolerantes al contaminante en particular. Uno de los mecanismos a través del cual los organismos toleran la presencia de contaminantes, es la activación de sistemas de defensa que suprimen o eliminan especies reactivas de oxígeno (ERO)(Peralta, M.,2012).

**Figura 11 Producción de especies reactivas de oxígeno**



Fuente: Gill & Tuteja (2010)

Es vital reconocer que las EROs de acuerdo con su ubicación, pueden generar algún tipo de perjuicio o servir como agentes de protección o señalización, teniendo en cuenta la proporción entre la generación y eliminación de estas especies, e igualmente la injerencia de la edad de la planta (Gill & Tuteja, 2010). Las plantas han perfeccionado mecanismos que les han permitido articular los niveles de EROs, y la gran cantidad de plantas los neutraliza usando mezcla de enzimas antioxidantes, siendo el caso de la superóxido dismutasa, , la catalasa, la ascorbato peroxidasa y la glutatión reductasa, y mediante la generación de moléculas antioxidantes no enzimáticas como el ascorbato, los fenoles el glutatión, los carotenoides, y los tocoferoles (Mittler, Vanderauwera, Gollery, & Van Breusegem, 2004) (Gill & Tuteja, 2010). De igual manera, las plantas responden al estrés oxidativo generado por UV-B, incrementando la labor de las enzimas antioxidantes y transformando los niveles de moléculas antioxidantes, de acuerdo como se puede observar en la Figura 12 a continuación. (Gao & Zhang, 2008) (Berli, y otros, 2010).

**Figura 12. Efectos de la RUV-B en plantas a nivel molecular, bioquímico y fisiológico**

Fuente: Bernal (2016)

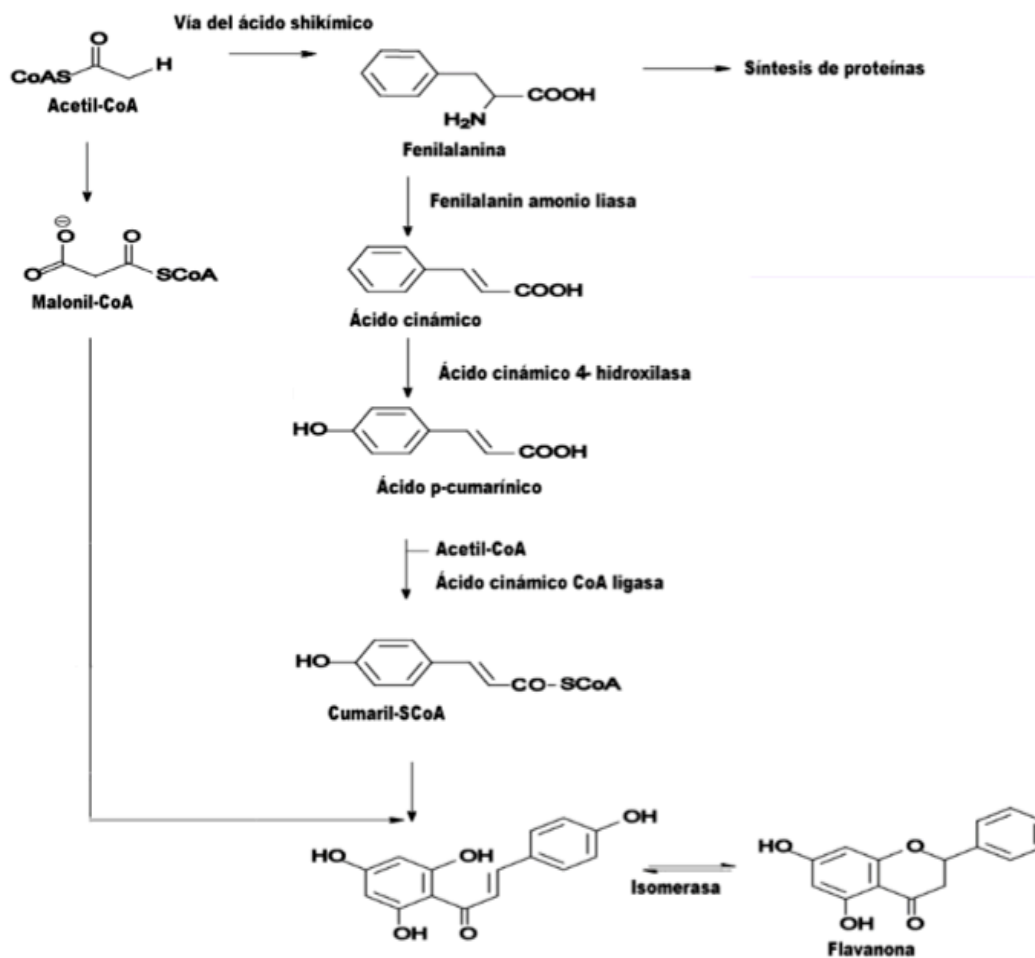
### **3.3. Efectos físicos, químicos y morfológicos asociados a la aplicación de estímulos con radiación UV-B en plantas**

En años recientes, la depleción de la capa de ozono ubicada en la estratósfera a causa de polución contaminante como compuestos bromados y clorados ha conducido a un aumento en la radiación ultravioleta B que alcanza la superficie terrestre (McKenzie, Björn, , 2003). Siendo esta una causa muy significativa de estrés para las plantas generando una respuesta la cual varía de acuerdo a la variabilidad e intensidad de la radiación UV-B, que depende de su tasa de fluencia, duración y longitud de onda. Diferentes especies de cultivos y diferentes cultivares dentro de la misma especie, la respuesta variable de las plantas es

directamente proporcional a los niveles de aclimatación debidos a la exposición previa a UV-B (Jenkins, G.I., 2007).

Varias investigaciones han demostrado los efectos perjudiciales causados por la radiación UV-B en las plantas, conduciendo a la decoloración de las hojas, retraso en el crecimiento y reducción del área de las hojas, número de hojas, y de la producción de la biomasa y de la productividad de la planta. Siendo que la RUV genera impactos perjudiciales en las plantas, éstas han producido distintos medios de protección frente al incremento de la radiación, bien sea a causas naturales o por efectos antropogénicas (degradación de la capa de ozono). A causa de lo anterior, la explotación de la energía solar a través de la fotosíntesis obedece a una válvula de protección que quita eficientemente el sobrante de energía perjudicial y protege contra el daño oxidativo a las células de la planta (Demmig-Adams & Adams, 2002). De acuerdo con lo anterior, se ha podido analizar que, para reducir la absorción de RUV, las plantas incrementan del pubescencia foliar y las ceras en la cutícula,

Dentro de los métodos de protección determinados para contrarrestar la RUV, esta la generación de metabolitos secundarios en concentraciones más altas como es el caso de los flavonoides, que poseen abundantes estudios que han posibilitado comprender su biosíntesis como se puede observar en la figura 13 (Winlkel-Shirley, 2002) (Quattrocchio, Baudry, Lepiniec, & Grotewold, 2006).

**Figura 13. Vía biosintética de flavonoides**

Fuente: Zabala (2016)

Posteriormente la RUV, la contaminación, las bajas temperaturas y las sequías pueden provocar en la planta un estado de estrés oxidativo, provocando en las plantas modificaciones en su metabolismo de tal forma que la planta frente a circunstancias ambientales desfavorables conserve sin perturbar sus procesos biológicos. Los polifenoles, fuera de sus facultades antioxidantes, también tienen la habilidad de absorber la RUV, y éstos se acumulan preferiblemente en las células de la epidermis absorbiendo y neutralizando la RUV-B perjudicial, sin entorpecer la absorción de la radiación fotosintética activa (PAR) (Mejía, 2014).

Se han realizado una gran cantidad de estudios analizando el impacto de la RUV en plantas, usando diferentes variedades en distintas fases de crecimiento, diversas propiedades y tratamientos, bien sea realizados en campo o lugares donde se pueda tener control de variables como humedad, tiempo de exposición y niveles de RUV-B, temperatura (Jenkins, 2009). Los bajos niveles de RUV-B pueden causar diferentes respuestas en el metabolismo secundario de las plantas resultando en la acumulación de un amplio rango de metabolitos secundarios, como ejemplo el caso mejor documentado es la acumulación de flavonoides mediada por RUV-B, grupo de compuestos que tiene propiedades neutralizadoras de EROs y de atenuación de radiación UV. Se ha observado frecuentemente que la RUV-B aumenta desproporcionadamente la acumulación de los flavonoides más hidroxilados; esto es, un aumento en la proporción quercetina-kaempferol. Los flavonoides con múltiples grupos hidroxilo tienen una actividad neutralizadora de EROs particularmente buena, y por esta razón la quercetina y la luteolina son considerados mejores neutralizadores de EROs que el kaempferol y la apigenina.

Otro grupo de metabolitos que ha sido estudiado profundamente en el contexto de la estimulación con UV-B son los glucosinolatos. Estos compuestos nitrogenados y sulfurados han sido identificados como inducidos por exposición a RUV-B bajo condiciones tanto pre- como poscosecha en un rango de especies vegetales. La acumulación constitutiva o transitoria de glucosinolatos alifáticos o aromáticos depende de la especie, la dosis de radiación UV-B y de la etapa del desarrollo.

### **3.3.1 Flavonoides y otros compuestos fenólicos**

Los flavonoides vegetales son compuestos variados y se encuentran distribuidos naturalmente como glicósidos de flavonoides. Con base en aglycones, éstos compuestos pueden ser divididos en seis grupos (flavonoles, flavanonas, flavonas, flavonoles, antocianinas e isoflavonoides); se conocen más de 6500



estructuras que surgen como consecuente de hidroxilación, glicosilación, acilación o metoxilación (K.E. Heim 2002). Los genes clave para la biosíntesis son regulados por la RUV-B y los flavonoides se acumulan en todo un rango de compartimientos celulares, incluyendo paredes celulares, vacuolas, cloroplastos, núcleo y en tricomas. La acumulación intracelular en sitios de producción de especies reactivas de oxígeno (EROs) resalta la importante capacidad antioxidante de esta clase de metabolitos (I. Hernandez 2009). Los flavonoides han recibido una considerable atención a causa de su potencial para el favorecimiento de la salud en consumidores humanos. Sin embargo, debería ser considerado que algunos compuestos fenólicos también tienen propiedades indeseadas como, por ejemplo, metileugenol en la albahaca dulce (*Ocimum basilicum*) que tiene propiedades carcinogénicas y teratogénicas (J.L. Burkey 2000). Así a pesar del conocimiento actual acerca de la elicitación de este tipo de compuestos a través de la RUV-B, se requiere mucha más información acerca de la regulación de este tipo de productos considerando además que no todos los flavonoides son inducidos de la misma manera. El efecto de la RUV-B se ve modificada por la dosis, la estructura de los flavonoides y otros compuestos fenólicos y factores medioambientales adicionales como la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura.

#### **3.3.1.1 Efecto de la dosis de radiación UV-B sobre los flavonoides y otros compuestos fenólicos.**

Los factores ambientales y la RUV-B incrementada, hasta  $24 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , son capaces de modificar el perfil de flavonoides de diferentes especies vegetales. La biosíntesis de flavonoides y compuestos fenólicos parece ser dependiente en cierto rango. La fresa (*Fragaria ananassa*) cultivada bajo altos niveles de RUV-B tiene concentraciones más altas de compuestos fenólicos totales, antocianinas, y ácidos fenólicos (M. Ordidge, 2010). En la lechuga crespa (*Lactuca sativa* var. *crispa*) se observa una fuerte correlación negativa entre las dosis de RUV-A y RUV-B y la concentración de compuestos fenólicos y antocianinas totales. En esta misma especie se encontró una concentración incrementada de compuestos

fenólicos totales y una actividad antioxidante más alta en plantas cultivadas bajo RUV en comparación con plantas cultivadas en invernadero. En algunos casos la quercetina y los flavonoides orto-hidroxilados son estimulados mientras que el kaempferol y los flavonoides orto-monohidroxilados permanecen intactos por RUV-B. (T.R. Winter 2008). En la mayoría de los estudios, dosis ambientales de RUV-B llevaron a una relación quercetina/kaempferol mejorada en *Arabidopsis thaliana* y otras especies. Una reacción dosis-dependiente de los flavonoides C (como la vixetina y la orientina) fue observada en cultivos de callo de *Passiflora quadrangularis*, donde una aplicación adicional de UV-B con las dosis más bajas y más altas llevó a un incremento más pequeño que el obtenido con exposición a la dosis intermedia de  $25.3 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . En contraste, en varios estudios, los glucósidos de quercetina y kaempferol, así como también los de naringenina no fueron estimulados por RUV-B adicional en las *Arnica montana* y *Betula pubescens ssp. Reponovii*, pero los glicósidos polihidroxilados de miricitina aumentaron. La quercetina y sus glicósidos y el kaempferol y la mayoría de sus glicósidos se observaron estimulados luego de RUV-B adicional en brócoli (*Brassica oleracea* var *italica*) y en canola (*Brassica napus*). Los flavonoles aumentaron de forma más rápida a concentraciones más altas que las antocianinas relacionadas en manzanos y la actividad antioxidante del fruto fue ligeramente más alta correlacionada con este aumento.(Kneiss., M 2016)

Los ácidos fenólicos son menos afectados por la RUV-B. Ni Morales, ni Antilla encontraron un efecto de menos de la dosis ambiental de RUV-B en el ácido cafeolquínico en *Betula péndula* ni en *Betula pubescens*. Sin embargo, Tegelberg (2011) demostró que un incremento en este compuesto se observó en plantas expuestas a RUV-B ligeramente superior a la ambiental. No se encontró influencia de la RUV-B para otros ácidos hidroxocinámicos al investigar los efectos de RUV-B ambiental o adicional.

La RUV-B moderada, menor a  $5 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , regula el alta de los genes que codifican para las enzimas de la vía de los fenilpropanoides. El impacto de la RUV-B moderada durante el cultivo ha sido menos investigada. Solamente

algunas publicaciones describen el efecto de niveles bajos o moderados de radiación UV-B usados como tratamiento durante la precosecha o la poscosecha. Los flavonoles, las antocianidinas y los ácidos hidroxibenzoicos aumentan en frutos de *Kribes nigrum* expuestos a tres dosis cortas y de baja intensidad de radiación UV-B, mientras que los ácidos hidroxicinámicos incrementaron solamente con la dosis más alta aplicada. Más aún, el tratamiento con RUV-B moderada durante la poscosecha incrementó la concentración de compuestos fenólicos totales en inflorescencias y semillas de *Tropaeolum majus*, pero no en las hojas. En plantas de col expuestas a una única dosis de RUV-B moderada (menos de  $1 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), los glicósidos de quercetina disminuyeron bajo estímulos con RUV-B. (Kneiss.,M. 2016)

### **3.3.1.2 Respuesta dependiente de la estructura química en flavonoides y otros compuestos fenólicos.**

Algunos estudios resaltan la dependencia de la respuesta a radiación UV-B de los flavonoides y de los compuestos fenólicos con a estructura química. En el caso de los glicósidos de flavonoides, hay características estructurales con respecto a la aglicona, los azúcares glicosilados y los ácidos orgánicos y fenólicos.

Los glicósidos de quercetina tienen una actividad antioxidante más alta que los correspondientes glicósidos de kaempferol. Asimismo, los glicósidos de quercetina resultan incrementados en respuesta a RUV-B en varias especies como *Betula pendula*, *Salix myrsinifolia* o *Arabidopsis thaliana*. En canola los glicósidos de quercetina resultaron aumentados cuando fueron expuestos a niveles más altos de radiación UV-B mientras que los glicósidos de kaempferol mostraron cambios adicionales dependientes de su patrón de acilación. En *Mentha piperita*, la concentración de nariturina se vio disminuida por la radiación UV-B mientras que los compuestos relacionados eriocitrina y hesperidina se vieron incrementados. En contraste, la chalcona de naringenina incrementó en la cáscara de frutos de *Solanum lycopersicum* expuestos a UV-B. En las dos especies de *Betula*, que están adaptadas a mayores niveles de UV-B, ni los

glicósidos de quercetina ni los de kaempferol se vieron afectados por niveles más altos de UV-B. Sin embargo, la glicosilación de flavonas con una molécula de glucosa en diferentes clones de *Salix* incrementó bajo niveles más altos de UV-B mientras que los glucurónidos de lutiolina y apigenina no fueron afectados por dicha radiación (R., Nybakken, 2012). Estudios recientes también han revelado efectos específicos de la radiación UV-B sobre los patrones de glicosilación de los flavonoides. El patrón de glicosilación de los flavonoides es notablemente influenciado por la exposición a dosis bajas de UV-B como se observa en los glicósidos de kaempferol en la col. Mientras que los tetraglucósidos de kaempferol monoacilados decrecieron luego de exposición a una única dosis de hasta  $0,88 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , los diglucósidos de kaempferol monoacilados incrementaron notablemente bajo la misma dosis. Por ejemplo, en *Arabidopsis* expuesta a dosis bajas de UV, los diglucósidos y triglicósidos se acumulan con una preponderancia de los flavonoles 7-ramnosilados. La acumulación de glicósidos de flavonoides específicos parece hacerte parte intrínseca de la respuesta a UV-B, con una expresión de varias UDP-glucosiltransferasas siendo controladas directamente por la radiación UV-B. De manera bastante paradójica, la glicosilación disminuye la actividad antioxidante de los flavonoides afectando también la acumulación, estabilidad, y solubilidad de los flavonoides.

La respuesta de los glicósidos de flavonoides es dependiente del tipo de ácido fenólico que está acilado al glicósido de flavonoide (principalmente ácidos hidroxicinámicos). En *Brassica rapa*, los niveles de flavonoides totales incrementaron con la exposición a radiación UV-B adicional pero los glicósidos de kaempferol acilados con ácidos ferúlico, hidroxiferúlico, o sináptico no mostraron respuesta a UV a 22°C. En *Brassica oleracea* se observó que las características estructurales de los ácidos hidroxicinámicos por sí mismos tenían un impacto sobre la respuesta a la radiación UV-B. Mientras que los niveles de ácido cafeico, ácido hidroxiferúlico y triglicósidos de kaempferol monoacilados (que contienen una estructura de catecol) se incrementaron con exposición a niveles más altos

de UV-B, los triglicósidos de kaempferol monoacilados con ácidos sináptico y ferúlico no se vieron afectados (F., Ferreres, 2009). En *Brassica rapa*, el kamepferol-3-O-soforósido-7-O-D-glucósido incrementó con la radiación adicional de UV-B, mientras que el glicósido de kaempferol no mostró respuesta. Los glicósidos de apigenina no acilados o monoacilados con ácido acético de flores de *Matricaria chamomiilla* se vieron incrementados a mayores altitudes (que corresponden a mayores niveles de radiación UV-B) mientras que los glicósidos diacilados con ácido acético no mostraron cambios mayores (M., Ganzera, 2008).

Los ácidos fenólicos también responden a altos niveles de radiación UV-B de una forma dependiente de la estructura. Harbaum-Piayda (2010) describió que el cafeoilmalato, hidroxiferuloilmalato, cumaroilmalato, feruloilamalato, y sinapoilmalato en *Brassica rapano* se vieron afectados por mayor radiación UV-B a altas temperaturas (22°C). No obstante, investigaciones acerca de los frutos de *Ribes nigrum* revelaron un aumento en el contenido de ácidos hidroxicinámicos con una única dosis de RUV-B moderada. Los derivados de ácido hidroxicinámicos de *Brassica oleracea* no mostraron una mayor afectación ante dosis subsecuentes de RUV-B, pero una única dosis moderada produjo una disminución ligera de ácido cafeoliquínico, así como también un aumento de disinapoil-gentobiosa y sinapoil-feruloil-gentobiosa. Los ácidos hidroxicinámicos han sido previamente reconocidos como neutralizadores de EROs inducidas por radiación UV-B. En los frutos de *Solanum* sp., los ácidos cafeico, ferúlico y p-cumárico fueron más altos en plantas expuestas a radiación UV-B frente a plantas sin exposición (L., Bernal, 2016).

### **3.3.2 Glucosinolatos**

Los glucosinolatos son tioglicósidos sulfonados que comparte una estructura glicona común con una cadena lateral aglicona que puede ser variable. Con base en la estructura de la cadena lateral, los glucosinolatos se dividen en alifáticos,

indólicos y aromáticos. Diferentes estructuras químicas de glucosinolatos han sido propuestas como exhibidoras de diferentes actividades biológicas. Como ya se mencionó la producción de flavonoides y compuestos fenólicos relacionados en respuesta a estímulos con RUV-B en varias especies de plantas está bien documentado (Neugart, S.,2012); sin embargo, se conoce mucho menos acerca de la respuesta de otros compuestos no volátiles como los glucosinolatos a la radiación UV-B. La mayoría de estudios realizados han usado unos niveles de radiación altos ( $>15 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) como un factor de estrés resultando en daño tisular y respuesta oxidativa que probablemente son inusuales en condiciones naturales. Sin embargo, estudios recientes han resaltado que los niveles de radiación UV-B bajos pueden favorecer la inducción de compuestos fenólicos y la acumulación de glucosinolatos en brasicáceas como se observa en *Brassica oleracea* y *Tropaeolum* sp. Mientras que altos niveles de RUV-B induce defensa con ácido jasmónico y señalización de herida, se ha observado que los niveles de RUV-B por debajo al ambiental inducen una respuesta de señalización de ácido salicílico y la expresión de genes que codifican para proteínas relacionadas con la patogénesis como PR-1, PR-2, PR-4, PR-5 y PDF1.2 (Kneiss.,M. 2016). Bajos niveles de RUV-B ecológicamente relevantes confiere propiedades regulatorias y pueden inducir distintos cambios en el metabolismo de defensa de las plantas y puede primar respuestas de defensa vegetal. Una dosis moderada de alrededor de  $1 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  durante 5 días aumenta los niveles de glucosinolatos alifáticos en *B. oleracea* y subsecuentemente conduce a una disminución de la aptitud de la planta para el áfido *Myzus persicae* y el lepidóptero *Pieris brassicae* (Kastorini, C.M. 2011) Dosis entre bajas y ambientales promueven la elicitación de glucosinolatos alifáticos en *A. thaliana* y *B. oleracea* y un glucosinolatos aromático en *Pieris brassicae*. De manera consistente, la aptitud de la planta para insectos herbívoros se modifica en *A. thaliana* y *B. oleracea*. La hidrólisis de productos de glucosinolatos -producidos por la enzima mirosinasa- tienen funciones conocidas en la resistencia de planta ante insectos y patógenos. Usando diferentes estímulos de RUV-B se observó que la respuesta de los glucosinolatos y las mirosinasas depende de la edad de las hojas en una forma que depende de la

especie (Reifenrath, K. 2007). Los autores concluyen que en comparación con hojas viejas, las hojas jóvenes (ricas en nitrógeno y proteínas solubles) estaban eficientemente protegidas contra la luz RUV-B debido a las altas cantidades de flavonoides y glucosinolatos en *Sinapis alba*, o niveles altos de flavonoides y altas actividades mirosinasa en *Nasturtium officinale*.

Los glucosinolatos no están directamente relacionados en la protección contra la RUV, pero los efectos mediados por esta radiación en los glucosinolatos son evidente, ya que estos compuestos están involucrados en la respuesta de defensa de la planta la cual está regulada por las dos principales vías de señalización (Kneiss.,M. 2016). Más aún, dosis bajas a moderadas de RUV-B inducen la acumulación de 4-metilsulfinilbutil glucosinolato y 4-metoxindol-3-ilmetil glucosinolato en *A. thaliana* y *B. oleracea*, lo cual es distinto de la respuesta de glucosinolatos elicitado por insectos, involucrando la acumulación de 1-metoxindol-3-ilmetil glucosinolato inducida por ácido jasmónico. Teniendo en cuenta que los estudios de los efectos de la radiación UV-B en la acumulación de glucosinolatos en brasicáceas son poco comunes, la comparación con otros estudios es difícil. Sin embargo, Nadeau (2012) mostró que el 4-metoxindol-3-ilmetil glucosinolato, el 4-hidroxindol-3-ilmetil glucosinolato y el 4-metilsulfinilbutil glucosinolato se acumulan en los flósculos de *B. oleracea* en respuesta a la exposición a RUV-C.

### **3.4. Impactos de la RUV-B con otras características ambientales**

El desarrollo de las plantas, obedece de cierta forma a los cambios climáticos globales y al estrés biótico y abiótico a las que enfrentan. Para ello, la respuesta que las plantas le dan a la RUV-B se puede ver supeditada a la relación recíproca que tiene con otros factores del ambiente. Varios informes han evidenciado que el UV-B puede interactuar con otras características del ambiente, y de esta manera incitar a que se dé una respuesta diferencial o más marcada. Tal es el caso, que

se ha manifestado que la disminución de la biomasa, el crecimiento y el contenido de clorofilas son mitigados al momento en que las plantas están en exposición de temperaturas ligeramente cálidas en adición al tratamiento con UV-B (Han, Liu, & Yang, 2009) (Randriamanana, Lavola, A., & Julkunen-Titto, 2014). De igual forma, se ha evidenciado que la concentración de  $H_2O_2$ , MDA y la celeridad de generación del radical superóxido se reducen de manera reveladora cuando las plantas se exponen tanto al UV-B como a temperaturas cálidas (Han, Liu, & Yang, 2009). De otra parte, procedimientos elevados de  $CO_2$  en plantas de maíz regeneran las consecuencias desfavorables en la zona de la hoja, en la cantidad de clorofila y carotenoides y en la totalidad de la fotosíntesis generados por la RUV-B (Wijewardana, Henry, Gao, & Reddy, 2016). En cambio, procedimientos conjuntos de sequía y RUV-B generan impactos aditivos (Alonso, Berli, Bottini, & Piccoli, 2015), como ejemplo se puede señalar la demora en la maduración de frutos y una más alta disminución en la fotosíntesis cuando se realizaron unidos los dos procedimientos, con relación a cuando se aplican cada uno por separado (Martínez-Lüscher, y otros, 2013).

También se puede observar que exponer las plantas a la RUV-B y a su vez con metales pesados como el níquel repercute de forma significativa en el crecimiento y la actividad fotosintética de la misma (Srivastava, Kumar, Duvey, Misra, & Prasad, 2012).



## 4. Conclusiones

El desarrollo de este trabajo permitió llevar a cabo el análisis previsto de las rutas biosintéticas y metabólicas implicadas en la respuesta de la elicitación por RUV-B en plantas, así como la consolidación de conceptos y la normalización de posibles aplicaciones de la radiación durante la cosecha y poscosecha de plantas. Las diversas investigaciones con una gran incidencia en el estudio de plantas de *Arabidopsis thaliana*, muestran que la aplicación de las dosis correctas de radiación, a las distancias apropiadas y durante los períodos de tiempo identificados por diferentes investigadores, permiten obtener beneficios concretos y evidenciables en diversas especies vegetales. Adicionalmente, se describieron satisfactoriamente los resultados obtenidos en esta variedad de publicaciones recientes acerca del efecto de la radiación en los períodos de cosecha y poscosecha de varias especies. Así mismo, se pudo establecer que la variación de los parámetros de radiación puede generar efectos diferentes e incluso contrarios a los deseados, lo que implica la necesidad de verificar que los protocolos empleados sean muy precisos.

Los hallazgos se relacionan con diversos efectos físicos como la pubescencia foliar, químicos como la acumulación de compuestos fenólicos y morfológicos reflejados en el tamaño de las hojas y el crecimiento asociados al tipo de aplicación de estímulos con RUV, como es el tiempo de exposición, la longitud de onda y la intensidad, dichos efectos se pueden inducir tanto en los períodos de cosecha como de poscosecha, dependiendo del efecto que se desee obtener y de que se utilicen los parámetros y protocolos descritos en los estudios considerados en el presente trabajo.

Entre los hallazgos de aplicaciones industriales encontramos, los compuestos bioactivos que pueden mitigar los daños generados por la UVR. Estos compuestos tienen un espectro de actividad contra los efectos nocivos de la UVR,

a través de tres mecanismos: disminuyen las quemaduras solares (eritema) y la inflamación inducidas por la UVR; capturan los radicales libres y las ROS; y modulan las vías de señalización alteradas como consecuencia de la exposición a la UVR adicional también se puede incluir la generación de cosméticos funcionales a partir de compuestos bioactivos(Mejia, 2014).

Se concluye que efectivamente existen diversas aplicaciones industriales mediante la elicitación a través de tratamientos con radiación ultravioleta en plantas por lo que este es un campo de acción en el que debe profundizarse en Colombia, no solamente por su ubicación geográfica preferencial cercana a la línea del Ecuador, sino por su riqueza y diversidad de plantas, lo cual implica un potencial que puede ser la base de desarrollo económico con el que no todos los países pueden competir, incluyendo algunos de los más desarrollados industrialmente.

El análisis de los efectos de la RUV-B sobre especies vegetales, especialmente especies endémicas colombianas, debe constituir un interés preferencial para el quehacer científico y técnico, y la revisión, compilación y síntesis de la gran cantidad información generada durante dichas investigaciones debe procurarse siempre en pro de establecer consensos que faciliten la difusión, apropiación y aprovechamiento de dicho conocimiento.

## 5.Recomendaciones

Ampliar y profundizar en las investigaciones sobre las técnicas destinadas a producir y aumentar las concentraciones de compuestos naturales para optimizar industrias como farmaceuticas y cosméticas.

Realizar el análisis cuantitativo y los efectos fisicos y químicos para determinar la concentración de los metabolitos secundarios a largo plazo frente a la exposición de radiación UV-B

Tener en cuenta los efectos directos e indirectos de la radiación UV-B entre animales y plantas (plagas, polinizacion, enfermedades, etc.)

Se recomienda la revisión de rutas biosintéticas opcionales

Se recomienda realizar una clasificación biosintetica especifica de acuerdo al tipo de metabolismo (C3, C4 Y CAM)

## Referencias bibliográficas

- Acosta, M., Marin, R., Morales, M., & Fallas, M. (2017). Cuantificación de gases de efecto invernadero en la Sede de Occidente de la Universidad de Costa Rica. Posgrado y Sociedad. *Revista Electrónica del Sistema de Estudios de Posgrado*, 69-77.
- Aggarwal, A. (2007). Increased antioxidant activity in cassia seedlings under UV-B radiation. *Biol. Plant*, 157-160.
- Aggati, G., & Tattini, M. (2010). Multiple functional roles of flavonoides protection. *New phytol*, 786-793.
- Albert, A., V. Sareedenchai, W. Heller, H.K. Seidlitz, C. Zidorn, Temperature is the key to altitudinal variation of phenolics in *Arnica montana* L. cv. ARBO. *Oecologia* 160, 1–8 (2009)
- Alonso, R., Berli, F., Bottini, R., & Piccoli, P. (2015). Acclimation mechanisms elicited by sprayed abscisic acid, solar UV-B and water deficit in leaf tissues of field-grown grapevines. *Plant Physiol. Biochem*, 56-60.
- Anttila, U., R. Julkunen-Tiitto, M. Rousi, S. Yang, M.J. Rantala, T. Ruuhola, Effects of elevated ultraviolet-B radiation on a plant-herbivore interaction. *Oecologia* 164, 163–175 (2010)
- Antognoni, F., S. Zheng, C. Pagnucco, R. Baraldi, F. Poli, S. Biondi, Induction of flavonoid production by UV-B radiation in *Passiflora quadrangularis* callus cultures. *Fitoterapia* 78, 345–352 (2007)
- Ayala, F., Zatarain, D., Valenzuela, M., Partida, L., Velázquez, T., Díaz, T., & Osuna, J. (2011). Crecimiento y rendimiento de tomate en respuesta a radiación solar transmitida por mallas sombra. *Terra Latinoamericana*, 403-410.

- Ayala, J. (2018). *Tratamiento de semilla mediante radiación solar y su efecto en la incidencia de antracnosis (collectotrichum acutatum) en dos etapas fenológicas de chocho de dos genotipos locales (lupinus mutabilis)*. Sangolqui: Universidad de las Fuerzas Armadas.
- Ban, Y., C. Honda, Y. Hatsuyama, M. Igarashi, H. Bessho, T. Moriguchi, Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin. *Plant Cell Physiol.* 48, 958–970 (2007)
- Berli, F., Moreno, D., Piccoli, P., Hespanhol-Viana, L., Silva, M., Bressan-Smith, R., . . . Brottni, R. (2010). Absciscic acid is involved in the response of grape (*vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compound, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant Cell Env*, 1-10.
- Bernal, L. (2016). *Efecto de la radiación UV-B sobre plantas de Solanum tuberosum L. (papa) infectadas con Candidatus Liberibacter*. Toluca, México: Universidad Autónoma del Estado de México.
- Besteiro, M., Bartels, S., Albert, A., & Ulm., R. (2011). Arabidopsis MAP kinase phosphatase 1 and its target MAP kinases 3 and 6 antagonistically determine UV-B stress tolerance, independent of the UVR8 photoreceptor pathway. *Plant J.*, 727-737.
- Britt, A., & Fiscus, E. (2003). Growth responses of arabidopsis DNA repair mutants to solar irradiation. *Physiol. Plant.*, 183-192.
- Brown, B., & Jenkins, G. (2007). UV-B signaling pathways with different fluence-rate response profiles are distinguished in mature arabidopsis leaf tissue by requirement for UVR8, HY5 and HYH. *Plant phisiol.*, 576-588.

- Brown, B., Cloix, C., Jiang, G., Kaiserli, E., Herzyk, P., Kliebenstein, D., & Jenkins, G. (2005). A UV-B specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 18225-30.
- Kastori, C.M., Milionis, H.J., Esposito, D., Giugliano, D., Goudevenos, J.A. The effect of mediterranean diet on metabolic syndrome and its components a meta-analysis of 50 studies and 534,906 individuals. *J. Am Coll. Cardiol.* 57, 1299-1313 (2011)
- Reiferenrath, K., Müller, C., Species-specific and leaf-age dependent effects of ultraviolet radiation on two Brassicaceae. *Phytochemistry* 68, 875-885 (2007).
- Burkey, J.-M. Sauer, C.A. McQueen, I. Glenn Sipes, Cytotoxicity and genotoxicity of methyleugenol and related congeners—a mechanism of activation for methyleugenol. *Mutat. Res./Fundam. Mol. Mech. Mutagen.* 453, 25–33 (2000)
- Calderon-Montano, J.M., E. Burgos-Moron, C. Perez-Guerrero, M. Lopez-Lazaro, A review on the dietary flavonoid kaempferol. *Mini-Rev. Med. Chem.* 11, 298–344 (2011)
- Camarero, J., Olano, J., Arroyo, S., Fernández-Marín, B., Becerril, J., & García-Plazaola, J. (2012). Photoprotection mechanisms in quercus ilex under contrasting climatic conditions. *Flora-Morphol Distrib funct Ecol Plants*, 557-564.
- Candela, L., Tamoh, K., Olivares, G., Gómez, M., & Valdes, J. (2015). Efectos del cambio climático y usos del suelo sobre los recursos hídricos de la cuenca del río Tordera (Barcelona, España). *Aqua-LAC - Vol. 7 - Nº 1*, 1-10.
- Casadevall, R., Rodríguez, R., Debernardi, J., Palatnik, J., & Casati, P. (2013). Repression of growth regulating factors by the micro RNA396 inhibits cell proliferation by UV-B radiation in arabidopsis leaves. *Plant Cell*, 3570-3583.

- Casati, P., & Walbot, V. (2003). Gene expression profiling in response to ultraviolet radiation in maize genotypes with varying. *Society*, 1739-1754.
- Casati, P., Stapleton, A., Blum, J., & Walbot, V. (2006). Genome-wide analysis of high-altitude maize and gene knockdown stocks implicates chromatin remodeling proteins in response to UV-B. *Plant J.*, 613-627.
- Castro, C. (2017). Medidas preventivas sobre cáncer de piel por estudiantes de la Facultad de Enfermería-2016. Puno, Perú: Universidad Nacional del Altiplano.
- Leyva, E., Navarro, G., Santos, M. (2011) Biosíntesis y actividad biológica de fitoestrógenos y fitoesteroides. *Bol. Soc. Quím. Méx.* 5(2,3), 35-43
- Cechin, I., de Jesus, V., & de Fátima, T. (2012). Sensitivity of yellow passion fruit to ultraviolet-B radiation. *Pesq. agropec. bras.*, 47(10), 1422-1427.
- Chalker-Scott, L. (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochem Photobiol*, 1-9.
- Chen, H., Feng, Y., Wang, L., Yonezawa, T., Crabbe, M., Zhang, X., & Zhong, Y. (2014). Transcriptome profiling of the UV-B stress response in the desert shrub *Lycium ruthenicum*. *Mol. Biol. Rep.*, 639-649.
- Neugart, S., Zietz, M., Schreiner, M., Rohn, S., Krumbein, A. Structurally different flavonol glycosides and hydroxycinnamic acid derivatives respond differently to moderate UV-B radiation exposure. *Physiol. Plantarum* 145, 582-593 (2012).
- Cjuno, O. (2016). *Biología Molecular*. Obtenido de Slideshare: <https://www.slideshare.net/sharcastill/biologia-molecular-reparac>
- Clay, A.M. Adio, C. Denoux, G. Jander, F.M. Ausubel, Glucosinolate metabolites required for an Arabidopsis innate immune response. *Science* 323, 95–101 (2009)

- Costa, C. (2007). La adaptación al cambio climático en Colombia. *Revista de ingeniería*, 74-80.
- Demmig-Adams, B., & Adams, W. (2002). Antioxidant in photosynthesis and human nutrition. *SCI*, 2149-2153.
- Díaz, C., Bacópulos, E., Ruiz, N., Ibarra, L., Gonzales, S., & Benavides, A. (2017). Irradiación de semillas de tomate con UV-B y UV-C: impacto sobre germinación, vigor y crecimiento. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 105-118.
- McKenzie RL, Björn LO, Bais A, Ilyasad M.. (2003). Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface.. *Photochemical Photobiologic Science*, 2, 5-15.
- Dolzhenko, Y., Berteau, C., Occhipinti, A., Bossi, S., & Maffei, M. (2010). UV-B modulates the interplay between terpenoids and flavonoids in peppermint (*Mentha piperita* L.). *Journal of Photochemistry and Photobiology Biology*. 100: 67–75, 100, 67-75.
- dos Santos, L., Leal, M., Aragao, E., Rodrigues, V., M., F., S., S., & Schwartz, C. (2015). Ultraviolet-B radiation effects on phenolic profile and flavonoid content of *Kalanchoe pinnata*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 148, 73-81.
- Edreva, A. The importance of non-photosynthetic pigments and cinnamic acid derivatives in photoprotection. *Agric. Ecosyst. Environ.* 106, 135–146 (2005).
- Egoávil, A., Torres, J., Cobos, M., Imán, S., Marapara, J., & Castro, J. (2016). Clonación molecular de los genes GDP-L-galactosa fosforilasa, L-galactosa deshidrogenasa y L-galactono-1.4-lactona deshidrogenasa de la vía biosintética de vitamina C en *Myrciaria dubia* . *Conocimiento Amazónico*, 41-48.



- Ferreres, F., C. Sousa, D.M. Pereira, P. Valentao, M. Taveira, A. Martins, J.A. Pereira, R.M. Seabra, P.B. Andrade, Screening of antioxidant phenolic compounds produced by in vitro shoots of *Brassica oleracea* L. var. *costata* DC. *Comb. Chem. High T. Scr.* 12, 230–240 (2009)
- Fina, J. (2017). *Estudio del efecto de la radiación UV-B en plantas*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario.
- Ganzera, M. Guggenberger, H. Stuppner, C. Zidorn, Altitudinal variation of secondary metabolite profiles in flowering heads of *Matricaria chamomilla* cv. BONA. *Planta Med.* 74, 453–457 (2008)
- Gao, Q., & Zhang, L. (2008). Ultraviolet-B-induced oxidative stress and antioxidant defense system responses in ascorbate-deficiente *vtc1* mutants of *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant physiol.*, 138-148.
- García, P. (2012). *Efectos interactivos entre la temperatura y la radiación solar sobre organismos acuáticos en un contexto de cambio climático*. Bariloche: Universidad Nacional de Comahue.
- Garcia-Macias, P., M. Ordidge, E. Vysini, S. Waroonphan, N.H. Battey, M.H. Gordon, P. Hadley, P. John, J.A. Lovegrove, A. Wagstaffe, Changes in the flavonoid and phenolic acid contents and antioxidant activity of red leaf lettuce (Lollo Rosso) due to cultivation under plastic films varying in ultraviolet transparency. *J. Agric. Food Chem.* 55, 10168– 10172 (2007)
- Gill, S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 909-930.
- Goetz, M., A. Albert, S. Stich, W. Heller, H. Scherb, A. Krins, C. Langebartels, H.K. Seidlitz, D. Ernst, PAR modulation of the UV-dependent levels of flavonoid metabolites in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. leaf rosettes: cumulative effects after a whole vegetative growth period. *Protoplasma* 243, 95–103 (2010)

- Hagen, S. G.I.A. Borge, G.B. Bengtsson, W. Bilger, A. Berge, K. Haffner, K.A. Solhaug, Phenolic contents and other health and sensory related properties of apple fruit (*Malus domestica* Borkh., cv. Aroma): Effect of postharvest UV-B irradiation. *Postharvest Biol. Tec.* 45, 1–10 (2007)
- Han, C., Liu, Q., & Yang, Y. (2009). Short-term effects of experimental warming and enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthesis and antioxidant defense of *Picea asperata* seedlings. *Plant growth regul.* 153-162.
- Harbaum-Piayda, B. Walter, G.B. Bengtsson, E.M. Hubbermann, W. Bilger, K. Schwarz, Influence of pre-harvest UV-B irradiation and normal or controlled atmosphere storage on flavonoid and hydroxycinnamic acid contents of pak choi (*Brassica campestris* L. ssp *chinensis* var. *communis*). *Postharvest Biol. Tec.* 56, 202–208 (2010)
- Hectors, K, S. van Oevelen, Y. Guisez, M.A.K. Jansen, E. Prinsen, Dynamic changes in plant secondary metabolites during UV acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plantarum* (2014)
- Hectors, S. van Oevelen, Y. Guisez, E. Prinsen, M.A.K. Jansen, The phytohormone auxin is a component of the regulatory system that controls UV-mediated accumulation of flavonoids and UV-induced morphogenesis. *Physiol. Plantarum* 145, 594–603 (2012)
- Hefner, E., Preuss, S., & Britt, A. (2003). *Arabidopsis* mutants sensitive to gamma radiation include the homologue of the human repair gene ERCC1. *Exp. Bot.*, 669-680.
- Hernandez, I., Alegre, L., Van Breusegem, F., Munne-Bosch, S., How relevant are flavonoids as antioxidants in plants? *Trends Plant Sci.* 14, 125-132 (2009)
- Heim, K., A.R. Tagliaferro, D.J. Bobilya, Flavonoid antioxidants: chemistry, metabolism and structure-activity relationships. *J. Nutr. Biochem.* 13, 572–584 (2002)

- Hernandez, I., L. Alegre, F. Van Breusegem, S. Munne-Bosch, How relevant are flavonoids as antioxidants in plants? *Trends Plant Sci.* 14, 125–132 (2009)
- Hernández, O. (2017). Impacto del calentamiento global en la distribución y supervivencia del pinsapo (Serranía de Ronda). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 76, 504-549.
- Herrera, M., Armas, S., Escudero, M., & Cabrera, T. (2017). Almacenamiento de agua y fijación de carbono en Reserva Ecológica el Ángel y su impacto en el uso del suelo. *FIGEMPA: Investigación y Desarrollo*, 42-48.
- Winter, T.R., Rostas M., Ambient ultraviolet radiation induces proctive responses in soybean but does not attenuate indirect defense. *Environ. Opllut.* 155, 290-297 (2008)
- Iguarán, E., & Alzate, O. (2014). Hallazgos de la biosíntesis del etileno en frutas climatéricas y de los factores que afectan la ruta metabólica. *Alimentos Hoy*, 43-63.
- Inostroza, C., Reyes, M., Arellano, A., Latsague, M., Acevedo, P. L., Arce, P., & Alberdi, M. (2014). Effects of UV-B radiation on anatomical characteristics, phenolic compounds and gene expression of the phenylpropanoid pathway in highbush blueberry leaves. *Plant physiology and biochemistry*, 85, 85-95.
- Jansen, M., Gaba, V., & Greenberg, B. (1998). igher plants and UV-B radiation: Bala ncing damage, reapiir and acclimation. . *Trends Plants Sci*, 131-135.
- Jansen, K. Hectors, N.M. O'Brien, Y. Guisez, G. Potters, Plant stress and human health: Do human consumers benefit from UV-B acclimated crops? *Plant Sci.* 175, 449–458 (2008)
- Jenkins, G. (2009). Signal trasnsduction in responses to UV-B radiation. *Annu Rev Plant Biol*, 407-431.

- K.E. Heim, A.R. Tagliaferro, D.J. Bobilya (2002). Flavonoid antioxidants: chemistry, metabolism and structure-activity relationships. *J Nutr. Biochem.* 13, 572-584.
- Jin, H., Corninelli, E., Bailey, P., Parr, A., Mehrtens, F., Jones, J., . . . Martin, C. (2000). Transcriptional repression by AtMYB4 controls production of UV-protecting sunscreens in Arabidopsis. *EMBO J.*, 6150-6161.
- Kilian, J., Whitehead, D., Horak, J., Wanke, D., Weinl, S., Batistic, O., . . . Harter, K. (2007). The AtGenExpress global stress expression data set: Protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses. *Plant J.*, 347-363.
- Kimura, S., & Sakaguchi, K. (2006). DNA repair in plants. *Chem. Rev.*, 753-766.
- Klem, K., Ac, A., P., H., D., K., Spunda, V., M., R., & Urbana, O. (2012). Interactive effects of PAR and UV radiation on the physiology, morphology and leaf optical properties of two barley varieties. *Environmental and Experimental Botany*, 52-64.
- Kuhlmann, F., C. Mueller, Development-dependent effects of UV radiation exposure on broccoli plants and interactions with herbivorous insects. *Environ. Exp. Bot.* 66, 61–68 (2009)
- Kumari, R., Agrawal, S., Singh, S., & Dubey, N. (2009). Supplemental ultraviolet-B induced changes in essential oil composition and total phenolics of *Acorus calamus* L. (sweetflag). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72, 2013-2019.
- Lagunes, E., & Zavaleta, E. (2016). Función de la lignina en la interacción planta-nematodos endoparásitos sedentarios. *Revista mexicana de fitopatología*, 43-63.
- Jenkins, G.I., Brown, B.A., in: G.C. Whitlam, K.J. Halliday (Eds.), *Light and Plant Development*, vol. 30. Blackwell Publishing, Oxford, 2007, pp. 155–182.

- Landry, L., Chapple, C., & Last, R. (1995). Arabidopsis mutants lacking phenolic sunscreens exhibit enhanced ultraviolet-B injury and oxidative damage. *Plant physiol*, 59-61.
- Landry, L., Stapleton, A., Lim, J., Hoffman, P., Hays, J., Walbot, V., & Last, R. (1997). An arabidopsis photolyase mutant is hypersensitive to ultraviolet-B radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 328-332.
- Leal, B., Hernández, E., Castro, A., & Guardiola, O. (2018). Estudios sobre la Secreción de Insulina. *Revista Colombiana de Endocrinología, Diabetes & Metabolismo*, 5-21.
- Li, J., Ou-Lee, T., Raba, R., Amunson, R., & Last, R. (1993). Arabidopsis Flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation. 171-179.
- Lidon, F., & Ramalho, J. (2011). Impact of UV-B irradiation on photosynthetic performance and chloroplast membrane components in *Oryza sativa* L. *Photochem. Photobiol. B. Biol.*, 457-466.
- Limón, R. (2015). *Obtención de alimentos e ingredientes con propiedades antihipertensivas a partir de leguminosas germinadas y fermentadas*. Madrid, España: Universidad Autónoma de Madrid.
- Liu, M., Li, X., Shi, Y., & Ma, X. (2015). Analysis of differentially expressed genes under UV-B radiation in the desert plant *Reaumuria soongorica*. *Gene* 574, 265-272.
- Liu, Z., Hossain, G., Islas-Osuna, M., Mitchell, D., & Mount, D. (2000). Repair of UV damage in plants by nucleotide excision repair: Arabidopsis UVH1 DNA repair gene is a homolog of *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant J*, 519-528.
- Liu, Z., Hong, S., Escobar, M., Vierling, E., Mitchell, D., Mount, D., & Hall, J. (2003). Arabidopsis UVH6, a homolog of human XPD and yeast RAD 3 DNA repair genes, functions in DNA repair and is essential for plant growth. *Plant physiol*, 1405-1414.

- López, A., Ríos, M., Ramírez, N., López, A., & Palou, E. (2018). Efecto de la radiación ultravioleta de onda corta sobre algunas propiedades de películas comestibles elaboradas con jugo de granada y quitosano. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 63-73.
- M., Z., Luchowski, R., Grudzinski, W., & et. al. (2011). Light induced isomerization of the LHCII-bound xanthophyll neoxanthin: Possible implications for photoprotection in plants. *Biochim Biophys Acta - Bioenerg*, 1237-1243.
- Mackerness, A., Jhon, C., Jordan, B., & Thomas, B. (2001). Early signaling components in ultraviolet-B responses: Distinct roles for different reactive oxygen species and nitric oxide. *FEBS Lett*, 237-242.
- Maffei, M., & Scannerini, S. (2000). Effect of Application of UV-B Radiation in the essential oil of mint (*Mentha spicata* L.). *Journal of Essential Oil Research* 12.5, 12(5), 523-529.
- Manrique, D. (2018). *Efecto de la radiación UV-B en la composición química y actividad antioxidante de extractos de orégano (Origanum vulgare L.)*. Bogotá: Universidad Nacional Abierta y a Distancia.
- Martínez, C., Pérez, A., Huete, R., & Smith, D. (2014). *Evaluación en vivo de la actividad analgésica y antiinflamatoria y formulación de un gel de extracto de Capraria biflora (perulera) en el periodo noviembre-mayo 2014*. Nuevo León, México: Universidad Nacional de Nuevo León.
- Martínez-Lüscher, J., Morales, F., Delrot, S., Sanchez-Díaz, M., Gómez, E., Aguirreolea, J., & Pascual, I. (2013). Short and long-term physiological responses of grapevine leaves to UV-B radiation. *Plant Sci*, 114-122.
- Mejía, J., Atehortúa, L., & Puertas, M. (2014). Foto-protección: Mecanismos bioquímicos, punto de partida hacia mejores filtros solares. *Dermatología, cosmética médica y quirúrgica*, 272-281.

- Mewis, E. Glawischnig, M. Schreiner, C. Ulrichs, R. Zrenner, Eco-physiological consequences of UV-B on Brassicaceae—Impact on the co-evolutionary arms race between plants and their enemies in International Chemical Ecology Conference 19–23 Aug 2013, Melbourne, Australia, p. 116 (2013)
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., & Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends plant sci*, 490-498.
- Montoya, J. (2016). Determinación del gradiente térmico en la piel por efecto de la radiación no ionizante del espectro visible en la ciudad de Juliaca 2015. *Revista Científica Investigación Andina*, 77-88.
- Morales, L., Tegelberg, R., Brosché, M., Lindfors, A., Siipola, S., & Aphalo, P. (2011). Temporal variation in epidermal flavonoids due to altered solar UV radiation is moderated by the leaf position in *Betula pendula*. *Physiol plant*, 261-270.
- Morales, L., R. Tegelberg, M. Brosche, M. Keinanen, A. Lindfors, P.J. Aphalo, Effects of solar UV-A and UV-B radiation on gene expression and phenolic accumulation in *Betula pendula* leaves. *Tree Physiol.* 30, 923–934 (2010)
- Morones, J., Macías, S., López, V., Cleva, G., & Aragón, M. (2016). Efecto antiinflamatorio del ácido cafeico sobre la pulpitis en un modelo experimental en Cobayos. *Revista de la Asociación Dental Mexicana*, 250-254.
- Muñoz, M., & Riegel, R. (3009). Variabilidad de secuencia nucleotídica en genes codificantes de chalcona sintasa en distintos genotipos de *Lupinus albus*. In 7. Simposio de Recursos Genéticos para América Latina y el Caribe. Santiago de Chile: Universidad Austral de Chile.
- Kneissl, M., Rass, J. (2016). III-Nitride Ultraviolet Emitters. Switzerland: Springer.

- Nadeau, A. Gaudreau, P. Angers, J. Arul, Changes in the level of glucosinolates in broccoli florets (*Brassica oleracea* var. *italic*) during storage following postharvest treatment with UV-C. *Acta Hort.* 145–148 (2012)
- Neugart, M. Fiol, M. Schreiner, S. Rohn, R. Zrenner, L.W. Kroh, A. Krumbein, Interaction of moderate UV-B exposure and temperature on the formation of structurally different flavonol glycosides and hydroxycinnamic acid derivatives in kale (*Brassica oleracea* var. *sabellica*). *J. Agricu. Food Chem.* (2015)
- Nybakken, R. Horkka, R. Julkunen-Tiitto, Combined enhancements of temperature and UVB influence growth and phenolics in clones of the sexually dimorphic *Salix myrsinifolia*. *Physiol. Plantarum* 145, 551–564 (2012)
- Obando, M. (2017). Cambios en la expresión genética y enzimática causados por estrés salino en plantas de *arabidopsis thaliana* tratadas con oligosacáridos de xiloglucanos. Quito, Ecuador: Universidad de las Américas.
- Ordidge, M., P. Garcia-Macias, N.H. Battey, M.H. Gordon, P. Hadley, P. John, J.A. Lovegrove, E. Vysini, A. Wagstaffe, Phenolic contents of lettuce, strawberry, raspberry, and blueberry crops cultivated under plastic films varying in ultraviolet transparency. *Food Chem.* 119, 1224–1227 (2010)
- Ortiz, N. (2018). *Cuando la dieta es imprescindible: actualidad en fenilcetonuria y propuesta de dietas*. Valladolid, España: Universidad de Valladolid.
- Oviedo, G., Navarro, M., & Altamiranda, J. (2018). Estudio de fotoreactivación en cultivos microbiológicos obtenidos de carga microbiana de la superficie de fresas sometidas a diferentes dosis de luz ultra violeta de onda corta UV-C. *Revista Colombiana de Investigaciones Agroindustriales*, 32-40.



- Pan, W., Zheng, L., Tian, H., Li, W., & Wang, J. (2014). Transcriptome responses involved in artemisinin production in *artemisia annua* L. under UV-B radiation. *J. Photochem Photobiol. B. Biol.*, 292-300.
- Parihar, P., Singh, S., Singh, V., & Prasad, S. (2015). Changing scenario in plant UV-B research: UV-B from a generic stressor to a specific regulator. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.*, 334-343.
- Pérez, C., Ulrichs, C., & Huyskensl, S. (2010). *Cambios fisiológicos en los frutos de la familia de las solanáceas en función de los elicitores físicos durante la producción y después de la cosecha*. Berlín, Alemania: Universität zu Berlin.
- Pérez, C., Ulrichs, C., Huyskens, S., Schreiner, M., Krumbein, A., Schwarz, D., & Kläring, H. (2009). Composition of carotenoids in tomato fruits as affected by moderate UV-B radiation before harvest. *Acta Hort*, 821, 217-222.
- Pérez, M. (2012). *Evaluación de la producción de metabolitos anticancerígenos a partir de células en suspensión de Caléndula officinalis*. Medellín: Universidad Nacional.
- Pérez, M., González, J., & Prado, F. (2016). Efectos de la Radiación Ultravioleta B (UVB) sobre diferentes variedades de Quinoa: I. Efectos sobre la morfología en condiciones controladas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 337-347.
- Prado, F., Perez, M., & González, J. (2016). Efectos de la radiación ultravioleta B (UV-B) sobre diferentes variedades de Quinoa: II.-efectos sobre la síntesis de pigmentos fotosintéticos, protectores y azúcares solubles en condiciones controladas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 665-673.
- Qaderi, M., Basraon, N., Chinnappa, C., & Reid, D. (2010). Combined effects of temperature, ultraviolet-B radiation, and watering regime on growth and

- physiological processes in canola (*Brassica napus*) seedlings. *International journal of plant sciences*, 171(5), 466-481.
- Quattrocchio, F., Baudry, A., Lepiniec, L., & Grotewold, E. (2006). The regulation of flavonoid biosynthesis. *The science of flavonoids*, 97-122.
- Ramírez, R., Herrera, A., & Pérez, C. (2013). *Effect of the application of physical elicitors during the post-harvest in mint and rosemary essential oils. VII congreso ibérico de Agroingeniería y ciencias hortícolas*. Madrid, España: SEAgIng- SECH.
- Randriamanana, T., Lavola, A., & Julkunen-Titto, R. (2014). Interactive effects of supplemental UV-B and temperature in European aspen seedlings: Implications for growth, leaf traits, phenolic defense and associated organisms. *Plant Physiol. Biochem*, 84-93.
- Reifenrath, K., C. Müller, Species-specific and leaf-age dependent effects of ultraviolet radiation on two Brassicaceae. *Phytochemistry* 68, 875–885 (2007)
- Restrepo, J., Arcila, M., & Sepúlveda, S. (2015). Cuantificación de los componentes que afectan el coeficiente vertical de atenuación vertical de la irradiancia descendente en el embalse Riógrande II (Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 228-238.
- Rivera, L., Tapia, M., Luchsinger, L., Rodríguez, S., & Escalona, V. (2018). Tratamientos precosecha de radiación ultravioleta-b para aumentar la calidad funcional de lechugas “baby” hidropónicas. *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*.
- Rodriguez, A., Gutierrez, A., Rivera, L., & Ramirez, L. (2014). Ruteo y Asignación de Longitud de Onda: Comparación de Algoritmos Genéticos y Templado Simulado. *Información tecnológica*, 13-18.

- Rodríguez, L., Galvis, C., Ortiz, Y., Ramírez, R., Parada, F., & Pérez, C. (2014b). *Influence of UV-B radiation in the chemical composition of the oil essential rosemary (Rosmarinus officinalis L.)*. Cartagena, Colombia: XV congreso latinoamericano de cromatografía y técnicas afines COLACRO.
- Ramírez, A. R. (2016). Evaluación del efecto de la aplicación de radiación UV-B durante la Poscosecha en la calidad de los extractos de tomillo (*Thymus vulgaris* L.) (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Rodríguez, P. (2018). Efecto de la radiación solar en el proceso de secado de las uvas con horno solar. *Univeridad Politécnica de Valencia*.
- Rugna, A., Gurni, A., & Wagner, M. (2005). Fitoquímica comparativa de flavonoides en los diferentes órganos de *Smilax campestris* Griseb.- Smilacaceae. *Dominguezia*, 17-23.
- Ruiz, R. (27 de febrero de 2017). *No te quemes con el sol*. Recuperado el 3 de mayo de 2018, de <http://www.notequemesconelsol.com/tipos-de-radiaciones-solares/espectro-de-luz-2/>
- Salinas, M., De La Rosa, M., Rodríguez, V., & Maldonado, J. (2017). *Efecto del Producto SAGIB en el Crecimiento y Desarrollo de Plantas de Moringa (Moringa oleífera Lam.)*. Saltillo, Coahuila, México : Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- Sancar, A., Lindsey-Boltz, L., Unsal-Kacmaz, K., & Linn, S. (2004). Molecular mechanisms of mammalian DNA repair and the DNA damage checkpoints. *Annu. Rev. Biochem*, 39-85.
- Sandoval, C., & Edding, M. (2015). Efecto de la radiación UV sobre la fotosíntesis de *Zostera chilensis*, proveniente de dos localidades del norte de Chile. *Revista de biología marina y oceanografía*, 187-192.

- Sangtarash, M. Qaderi, C.C. Chinnappa, D.M. Reid, Differential sensitivity of canola (*Brassica napus*) seedlings to ultraviolet-B radiation, water stress and abscisic acid. *Environ. Exp. Bot.* 66, 212–219 (2009)
- Sanjay, B., Sunita, K., Pandey, G., & Kadur, G. (2011). Intraspecific variation in sensitivity to ambient ultraviolet-B radiation in growth and yield characteristics of eight soybean cultivars grown under field conditions. *Braz J. Plant Physiol*, 23(3), 197-202.
- Schreiner, I. Mewis, S. Huyskens-Keil, M.A.K. Jansen, R. Zrenner, J.B. Winkler, N. O'Brien, A. Krumbein, UV-B-induced secondary plant metabolites—potential benefits for plant and human health. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31, 229–240 (2012)
- Soheila, A., & Mackerness, H. (2000). Plant responses to ultraviolet-B (UV-B\_280-320nm) stress: What are the key regulators). *Plant growth regul*, 27-39.
- Soriano, L., Alcaraz, L., Méndez, L., Puente, M., Rivera, F., & Zenteno, T. (2016). Respuestas antioxidantes de la damiana (*Turnera diffusa* Willd) a la exposición a radiación ultravioleta (UV) artificial en un modelo in vitro. *Nutricion hospitalaria*, 1116-1122.
- Srivastava, G., Kumar, S., Duvey, G., Misra, V., & Prasad, S. (2012). Nickel and ultraviolet-B stresses induce differential growth and photosynthetic responses in *pisum sativum* L. Seedlings. *Biol. Trace Elem. Res.*, 86-96.
- Suárez, S., & Jazmín, D. (2015). *Plan para elaboración y comercialización de una crema corporal aclaradora, que contenga dióxido de titanio y extracto de limón, para mujeres que presenten hiperpigmentación, en la ciudad de Guayaquil*. Guayaquil, Ecuador: Universidad de Guayaquil.
- Takshak, S., & Agrawal, S. (2014). Effect of ultraviolet-B radiation on biomass production, lipid peroxidation, reactive oxygen species, and antioxidants in *withania somnifera*. *Biol. Plant*, 328-334.

- Takshak, S., & Agrawal, S. (2016). Ultraviolet-b radiation: a potent elicitor of phenylpropanoid pathway compounds. *Journal of Scientific Research*, 79-96.
- Tattini, M., L. Guidi, L. Morassi-Bonzi, P. Pinelli, D. Remorini, E. Degl'Innocenti, C. Giordano, R. Massai, G. Agati, On the role of flavonoids in the integrated mechanisms of response of *Ligustrum vulgare* and *Phillyrea latifolia* to high solar radiation. *New Phytol.* 167, 457–470 (2005)
- Tonni, E. (2018). Cambio climático en el Holoceno tardío de la Argentina. Una síntesis con énfasis en los últimos 1000 años. *Folia Histórica del Nordeste*, 187-195.
- Tsormpatsidis, E. R.G.C. Henbest, F.J. Davis, N.H. Battey, P. Hadley, A. Wagstaffe, UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films. *Environ. Exp. Bot.* 63, 232–239 (2008)
- Tuteja, N., Singh, M., Misra, M., Bhalla, P., & Tuteja, R. (2001). Molecular mechanisms of DNA damage and repair: Progress in plants. *Crit Rev. Biochem Mo. Biol.*, 336-397.
- Valenzuela, M., & Loreto, C. (2016). *El agujero de ozono un problema de carácter mundial*. Punta Arenas, Chile: Universidad de Magallanes.
- Vílchez, J. (2016). *Mejora en la tolerancia a la sequía de plantas con interés biotecnológico en zonas de secano*. Granada, España: Universidad de Granada.
- Villa, N., Castaño, D., Duque, P., & Ceballos, A. (2012). Actividad de la glutatión peroxidasa y la superóxido dismutasa en sangre y plasma seminal en caballos colombianos. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 23-31.

- Wijewardana, C., Henry, W., Gao, W., & Reddy, K. (2016). Interactive effects on CO<sub>2</sub>, drought, and ultraviolet-B radiation on maize growth and development. *J. Photochem. Photobiol. B.Biol*, 198-209.
- Winkel-Shirley, B. (2002). Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 218-223.
- Winter, T., M. Rostas, Ambient ultraviolet radiation induces protective responses in soybean but does not attenuate indirect defense. *Environ. Pollut.* 155, 290–297 (2008)
- Yamori, W., Hikosaka, K., & Way, D. (2014). Temperature response of photosynthesis in C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis research*, 101-117.
- Zabala, D., Echavarría, B., & Martínez, A. (2008). Actividad inhibitoria sobre la enzima dihidrofolato reductasa de extractos de esponjas marinas del golfo de Urabá. *Vitae*, 285-289.
- Zhang, W, L.O. Björn, The effect of ultraviolet radiation on the accumulation of medicinal compounds in plants. *Fitoterapia* 80, 207–218 (2009)
- Zhou, Y., Zhang Y., Zhao, X., Yu, H.-J., Shi, K., & Yu, J. (2009). Impact of light variation on development of photoprotection antioxidants and nutritional value in lactuca sativa L. *J Agric Food chem*, 5494-5500.
- Ballarde, CL., Rousseaux MC, Searles PS, Zaller JG, Giordano CV, Robson TM, Caldwell MM, Sala OE, Scopel AL. 2001. Impacts of solar ultraviolet-B radiation on terrestrial ecosystems of Tierra del Fuego (southern Argentina) an overview of recent progress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B- Biology* 62: 67–77.
- LI, J.; UCHIDA, T.; TODO, T.; KITAGAWA, T. 2006. Similarities and differences, between cyclobutane pyrimidine dimer photolyase and (6-4) photolyase as

- revealed by resonante raman spectroscopy. *J Biol Chem* 281 (25): 25551-25559.
- Carrasco-Ríos, Libertad. (2009). Efecto De La Radiación Ultravioleta- En Plantas. *Idesia (Arica)*, 27(3), 59-76
- Tafurt Y, Marin MA. Principales mecanismos de reparación de daños en la molécula de ADN. *Revista Biosalud* 2014; 13(2): 95-110.
- Carell, X; Burgdorf, L.; Kundu, L.; Cichon, M. 2001. The mechanism of action of DNA photolyases. *Current Opinion in Chemical Biology* 5 (5): 491-498.
- Nakamura J, Mutlu E, Sharma V, Collins L, Bodnar W, Yu R, et al. The endogenous exposome. *DNA Repair (Amst)* 2014. p. 3-13.
- Christie J.M., Arvai A.S., Baxter K.J., Heilmann M., Pratt A.J., O'Hara A., Kelly S.M., Hothorn M., Smith B.O., Hitomi K., Jenkins G.I., Getzoff E.D. Plant UVR8 photoreceptor senses UV-B by tryptophan-mediated disruption of cross-dimer salt bridges. *Science*. 2012;335:1492–1496
- Wu D., Hu Q., Yan Z., Chen W., Yan C., Huang X., Zhang J., Yang P., Deng H., Wang J., Deng X., Shi Y. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature*. 2012;484:214–219
- L. Rizzini, J.-J. Favory, C. Cloix, D. Faggionato, A. O'Hara, E. Kaiserli, R. Baumeister, E. Schafer, F. Nagy, G.I. Jenkins, R. Ulm, Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein, *Science* 332 (2011) 103–106.
- Gareth I. Jenkins. (January 2014). The UV-B Photoreceptor UVR8: From Structure to Physiology. *Plant Cell*, 26, 21-37.
- Cloix C., Kaiserli E., Heilmann M., Baxter K.J., Brown B.A., O'Hara A., Smith B.O., Christie J.M., Jenkins G.I. *Proc. Natl. Acad. Sci. Vol. 109. USA: 2012.* C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein. pp. 16366–16370.

Zhang H., He H., Wang X., Wang X., Yang X., Li L., Deng X.W. Genome-wide mapping of the HY5-mediated gene networks in Arabidopsis that involve both transcriptional and post-transcriptional regulation. *Plant J.* 2011;65:346–358.

Peralta-Pérez, M. del R., & Volke-Sepúlveda, T.L.. (2012). La defensa antioxidante en las plantas: Una herramienta clave para la fitorremediación. *Revista mexicana de ingeniería química*, 11(1), 75-88.

C. Zhang, Y.-P. Yang, Y.-W. Duan.,(2014) Pollen sensitivity to ultraviolet-B (UV-B) suggests floral structure evolution in alpine plants

Zabala M.,(2016) Obtención de compuestos orgánicos de interés farmacéutico pp. 1-121



## Glosario

**Cafeato O-metiltransferasa (COMT):** enzima responsable de la transformación del ácido cafeico en ácido ferúlico. (Morones, Macías, López, Cleva, & Aragón, 2016)

**Cambio climático:** cambio en la distribución estadística de los patrones meteorológicos durante un periodo prolongado de tiempo. (Tonni, 2018)

**CHS:** chalcona sintasa CHS es considerada una proteína de defensa y se asocia con la resistencia a diferentes enfermedades bacterianas y fungosas en diferentes especies vegetales. (Muñoz & Riegel, 3009)

**Crecimiento y desarrollo en plantas:** aumento del tamaño de los tejidos de los vegetales, originado por aumento del tamaño de las células y/o por incremento de su cantidad. (Salinas, De La Rosa, Rodríguez, & Maldonado, 2017)

**Dihidrofolato reductasa (DFR):** enzima que reduce el ácido dihidrofólico a ácido tetrahidrofólico, que puede ser convertido a los diversos cofactores tipo tetrahidrofolato usados en química de transferencia de 1 carbono. (Zabala, Echavarría, & Martínez, 2008)

**Dosis:** magnitud utilizada para medir la cantidad de radiación que recibe un cuerpo, un tejido o un ser vivo.

**Efecto invernadero:** Proceso en el que la radiación térmica que emite la superficie terrestre es absorbida por los gases de efecto invernadero atmosféricos y es irradiada en todas las direcciones. (Acosta, Marin, Morales, & Fallas, 2017)

**Espectro de radiación:** Representación gráfica de la variación de la energía de radiación en función de la longitud de onda, a escala logarítmica. (Montoya, 2016)

**Fijación de CO<sub>2</sub>:** Es la conversión de carbono inorgánico en compuestos orgánicos que realizan los organismos vivos. (Herrera, Armas, Escudero, & Cabrera, 2017)

**Flavanona 3 hidroxilasa (F3H):** enzima que cataliza una reacción para producir dihidrokaempferol a partir de naringenina. (Rugna, Gurni, & Wagner, 2005)

**Irradiancia:** unidad de medida, expresada en unidades de potencia sobre unidad de área, que se utiliza para describir la potencia de la fuente de radiación que incide por unidad de área expuesta. (Restrepo, Arcila, & Sepúlveda, 2015)

**LAR (leucoantocianidina reductasa):** es específico para la síntesis de monómeros de flavanol.

**Longitud de onda:** La distancia existente entre dos crestas o dos valles consecutivos de una onda. (Rodriguez, Gutierrez, Rivera, & Ramirez, 2014)

**PAL:** La fenilalanina amonio liasa es una enzima de origen vegetal que degrada la fenilalanina a amonio y ácido transcinámico. (Ortiz, 2018)

**Ruta biosintética:** serie de eventos químicos y metabólicos que conducen a la formación de sustancias en un organismo. (Egoávil, y otros, 2016)

**Ruta metabólica:** En bioquímica se denomina ruta metabólica o vía metabólica a la sucesión de reacciones químicas por medio de las cuales un sustrato inicial se transforma y da lugar a productos finales, a través de una serie de metabolitos intermedios. (Iguarán & Alzate, 2014)

**Secreción:** Proceso por el que una célula o un ser vivo vierte al exterior sustancias que realizan su función fuera de la célula. (Leal, Hernández, Castro, & Guardiola, 2018)

**Superóxido Dismutasa (SOD):** enzima que se encuentra en el organismo y es el más potente de los antioxidantes naturales. Es la enzima encargada de transformar la especie reactiva de oxígeno en una de menor toxicidad, el cual es posteriormente transformado en agua por otras enzimas. (Villa, Castaño, Duque, & Ceballos, 2012)

**Tiempo de adaptación:** número de minutos u horas que transcurren mientras que una planta o en general un organismo se adapta a un determinado fenómeno, como la radiación solar.

**Tiempo de exposición:** número de minutos u horas que permanece una planta o en general un objeto sometido a radiación solar.

**Homeostasis:** proceso por el cual un organismo mantiene constantes las condiciones celulares necesarias para la vida.(Peralta, M.,2012)